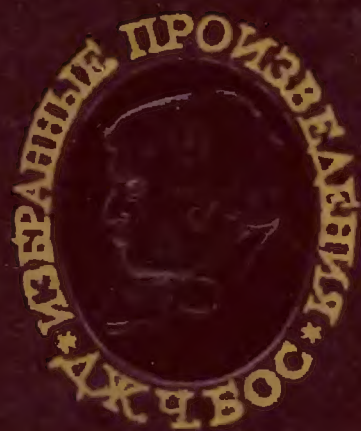


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM



АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ



ДЖАГДИШ ЧАНДРА БОС

**ИЗБРАННЫЕ
ПРОИЗВЕДЕНИЯ
ПО РАЗДРАЖИМОСТИ
РАСТЕНИЙ**

в двух томах

II

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

профессор И. И. ГУНАР

РЕДАКТОР-СОСТАВИТЕЛЬ

А. М. СИНЮХИН



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1964

СЕРИЯ «КЛАССИКИ НАУКИ»

Серия основана академиком С. И. Вавиловым

Редакционная коллегия:

академик И. Г. Петровский (председатель), академик А. А. Ишинецкий,
академик Б. А. Казанский, член-корреспондент АН СССР Б. Н. Делоне,
член-корреспондент АН СССР Б. М. Кедров, профессор В. П. Зубов, профес-
сор И. В. Кузнецов (зам. председателя), профессор А. В. Лебединский, профессор
Л. С. Полак, профессор Н. А. Фигуровский, профессор И. И. Шафрановский



*Другу всей моей жизни
Рабиндранату Тагору
посвящается*

НЕРВНЫЙ МЕХАНИЗМ РАСТЕНИЙ



Предисловие

Мои исследования ^[1] ответов растения ведут свое начало с открытия электрического ответа неживой материи, как, например, металлов на раздражитель и опубликованы Международным Научным Конгрессом в 1900 г. в Париже. Было показано, что этот ответ, подобный ответу живой материи, проявляет утомление при непрерывном раздражении, увеличение интенсивности при действии химических возбуждающих веществ и неизменное уничтожение при действии ядов. Эти результаты показывают, что ответ более сложной и неустойчивой живой материи, в конечном счете, является выражением физико-химических реакций. Затем я попытался выяснить, проявляют ли обычные растения, которые обычно рассматривались как нечувствительные, характерный электрический ответ, уже известный у чувствительных растений. Эти растения рассматривались иногда как невозбудимые, так как они не отвечали на раздражение явным движением. В моем докладе перед Королевским институтом в мае 1901 г. я смог, однако, показать, что каждое растение, и даже каждый его орган, возбудим и отвечает на раздражение отрицательным колебанием тока; ответ пропадает с наступлением гибели растения. Более подробный разбор результатов опубликован в моей работе «Реакция в живом и неживом» (1902)^[2].

Мое следующее исследование было направлено на получение явного ответного механического движения в этих растениях, делая его заметным при помощи различных усиливающих приспособлений («Ответ растения», 1906)^[3]. Действие разнообразных раздражителей внешней среды на различные органы растения было, таким образом, продемонстрировано с помощью автоматических записей, полученных с растения. Наиболее важным фактом, установленным в ответе растения, был нервный характер импульса, передаваемого на расстояние. Открытие возбуждающего полярного действия электрического тока и его передачи на расстояние доказывало, что проведение возбуждения в растении, в основном, такое же, как и в нерве животного. Дальнейшее подтверждение было получено при обнаружении задержки передачи наложением электротонического и других физиологических блоков на пути проведения.

В моей «Сравнительной электрофизиологии» (1907) я применил независимый метод электрического ответа и смог полностью подтвердить и расши-

ритель результаты, которые получил методом механического ответа. Описываемые эксперименты показывают, что ответ изолированного нерва растения неотличим от ответа животного нерва при всех случаях одинаково измененных условий^[4]. Действительно, сходство является настолько полным, что открытие характеристики ответа в данном случае оказывалось безусловным руководством к наблюдению этого явления в другом случае. В качестве примера можно упомянуть управление нервным импульсом у животного гомодромным и гетеродромным электрическим током — открытие, которое было сделано при моей удачной попытке управлять нервным импульсом растения направляющим действием электрического тока^[5]. Точное измерение нормальной скорости передачи нервного импульса и вызванных им изменений может быть произведено моим резонирующим регистратором, описанным в работе «Раздражимость растений» (1913)^[6], с помощью которого можно автоматически регистрировать интервалы времени с точностью до 0,005 сек.

Большой успех физиологии животных зависит от очень точных и чувствительных методов количественного определения, на которых может прочно основываться любая серьезная теория. В физиологии растений, к несчастью, нет таких заранее пригодных методов. Этим объясняется необоснованность многих суждений, которые тормозят успешное развитие физиологии растений. В качестве примера можно упомянуть недавно выдвинутую теорию о том, что передача возбуждения в чувствительном растении *Mimosa pudica* зависит от движения сока при транспирационном токе. Одновременное измерение передачи возбуждения и подъема сока показало, что скорость последнего ниже, чем скорость первого. У мимозы скорость нервного импульса в тонких черешках достигает 400 мм/сек, тогда как скорость движения сока в 200 раз медленнее. Самое простое и убедительное доказательство необоснованности теории транспирационного тока — наблюдение за действием капли кислоты, нанесенной на кончик самого верхнего листа мимозы (глава II, стр. 27).

Надеюсь, что мое недавнее открытие превращения афферентного, или сенсорного, импульса в эфферентный, или моторный, в рефлекторной дуге подушечки мимозы существенно продвинет вперед наши знания относительно нервного импульса вообще^[7]. В этой работе я пытаюсь дать не только связное объяснение предыдущим результатам, которые опубликованы отдельными сообщениями, но также много нового материала, накопленного со времени открытия отдельных нервов для передачи сенсорного и моторного импульсов.

Результаты наших исследований, которые выполнены за последнюю четверть века, устанавливают, что физиологический механизм растения идентичен с физиологическим механизмом животного. Поэтому трудно найти какое-либо явление раздражимости, наблюдаемое у животного, которое не обнаруживалось бы у растения. В многоклеточном организме животного, где достигнута более высокая организованность, развитие сопровож-

далось постепенной эволюцией нервной системы, благодаря чему различные органы вступали в тесную связь друг с другом и их разнообразная деятельность координировалась, гарантируя слаженную работу организма. Предполагалось, что такие связующие нервные звенья отсутствуют у растения, которое вообще в эволюционном ряду рассматривалось стоящим на более низкой ступени развития.

Исследования, описанные в настоящей работе, показывают, что нервная система не только развита в растении, но и достигает высокой степени совершенства, что характеризуется наличием рефлекторной дуги, в которой сенсорный импульс превращается в моторный. Характеристики этих двух импульсов и различные каналы для их проведения могут быть изучены у растения с более высокой достоверностью и точностью, чем у животного^[8]. Можно быть совершенно уверенным, что более общий взгляд на единство физиологического механизма во всей жизни приведет к большому успеху в физиологическом исследовании раздражимости всех живых тканей.

Широкий интерес, проявляемый к новым методам исследования и их результатам, доставляет мне большое удовлетворение. Пользуюсь удобным случаем и приношу самую большую благодарность проф. Е. Прингсхейму за подготовку немецкого издания «Физиологии подъема сока», а также господину Готье-Виляру за публикацию французского издания большинства моих работ^[9]. Приношу благодарность моим ассистентам и ученикам за очень действенную помощь, оказанную ими.

Дж. Ч. Бос

Институт Боса,
Калькутта,
октябрь, 1925

Глава I

ВВЕДЕНИЕ

В теле многоклеточного организма возникает необходимость для взаимосвязи и взаимодействия между более или менее отдаленными органами. Ранее ¹ я уже показал, что это выполняется в растениях, как и у животных, двумя различными способами, а именно: передвижением веществ и передачей движения. Первый способ осуществляется путем *медленного* движения жидкости, переносящей химические вещества в растворе, как это бывает в случае циркуляции сока; второй способ осуществляется путем *быстрого* распространения протоплазматического возбуждения, так же как нервный импульс у животного. Большая путаница возникает в физиологии растений из-за невозможности распознавания двух типов передачи: физической конвекции и физиологического проведения.

Ограничим прежде всего наше внимание истинным возбуждающим импульсом, который у животных проводится определенной тканью, известной как нерв, главной функцией которого является быстрая передача возбуждения на расстояние. Если нерв животного ущипнуть или раздражить другим путем, по нему передаются невидимые молекулярные нарушения, и передаваемый импульс, воспринимаемый конечным двигательным органом, производит хорошо известное мышечное сокращение. Передающая система может быть для удобства разделена на три части: точка, где раздражители воспринимаются, — *рецептор*, канал для передачи возбуждения — *проводник* и конечный двигательный орган, который служит в качестве индикатора, — *эффектор*.

Обнаружено, что при раздражении *Mimosa pudica* возникает импульс, очень похожий на нервный импульс животного. Подобно нервному импульсу, он вызывает невидимые изменения в ткани, проводящей его, передается на расстояние и воспринимается на моторном органе, листовой подушечке, вызывая опускание листа. Подобное же явление представляют

¹ Physiology of the Ascent of Sap, 1923, p. 269.

другие «чувствительные» растения. Среди них могут быть упомянуты *Ner-tunia oleracea*, *Biophytum sensitivum*, *Averrhoa carambola* и древовидная *Mimosa Spegazzinii*. Во всех моих типичных экспериментах я использовал *Mimosa pudica*, другие чувствительные растения иногда употреблялись для независимого подтверждения опытов.

Способы раздражения

Механическое раздражение. Это раздражение производилось при помощи поверхностной царапины. Царапающий раздражитель (рис. 1, а) состоит из основания, на одном конце которого выступает регулируемый тонкий кончик, обычная длина его менее миллиметра. Минимальное раздражение производится одиночной царапиной. Эффективная интенсивность раздражения, однако, может быть увеличена от минимальной до максимальной дополнительным влиянием повторных царапин, быстро следующих одна за другой. Необходимо помнить, что царапины должны быть только поверхностными.

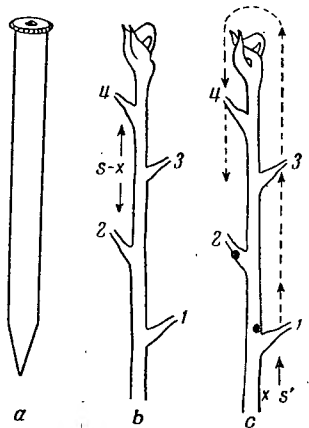


Рис. 1. Влияние одностороннего царапающего раздражения

а — царапающий раздражитель; б — влияние раздражения умеренной интенсивности S , приложенного слева; в — влияние сильного раздражения S' , приложенного справа

стебель несет листья в очередной последовательности. Эти непарные ряды справа расположены вертикально один над другим, тот же порядок и у листьев на противоположной, левой стороне. Для того чтобы предотвратить сотрясение при наложении раздражителя, стебель закрепляется зажимом, но при этом необходимо избегать чрезмерного сжатия.

Опыт 1. Механическое раздражение. Раздражение царапиной было наложено на стебель слева, между вторым и четвертым листом, на точку, расположенную на вертикальной линии, проходящей через два листа. Это

Электрическое раздражение. Два электрода от индукционной катушки накладываются на эпидермис; электрический контакт обеспечивается коалиновой пастой, смоченной нормальным солевым раствором. Интенсивность раздражения может возрасти от минимальной до максимальной путем перемещения вторичной катушки ближе к первичной.

Действие одностороннего раздражения умеренной интенсивности

Молодое прямое растение мимозы, растущее в горшке, использовалось в следующих опытах. В прямом и неискривленном растении

вызывает появление импульсов, которые распространяются одновременно вверх и вниз, являясь причиной опускания листьев 2 и 4 (рис. 1, б). Расстояние между точкой наложения раздражения S и верхним листом 4 равно 37 мм; время распространения импульса 10 сек. Время распространения импульса вниз на 28 мм — 20 сек. Было замечено, что при одностороннем раздражении, проведение наблюдалось только на раздражаемой стороне: листья противоположной стороны не возбуждались. Когда раздражение было перенесено с левой стороны на правую, импульсы проводились только по правой стороне.

Скорость и возможное расстояние передачи импульса зависят: 1) от физиологического состояния растения, 2) от сезона, 3) от возраста междоузлия (молодое междоузлие проводит импульсы более активно, чем старое) и от направления распространения. Ниже будет показано (стр. 49), что предпочтительным направлением проводимости является продольное направление, при котором импульс передвигается с более высокой скоростью. Скорость импульса в стебле изменяется от 2 до 12 мм/сек.

Опыт 2. Электрическое раздражение. При умеренном электрическом раздражении были получены результаты, сходные с результатами при механическом раздражении. Импульс передвигался вверх и вниз, и возбуждение листьев происходило только на раздражаемой стороне.

Действие одностороннего раздражения более высокой интенсивности

Замечательный эффект наблюдался при возрастании интенсивности раздражителя от минимальной до субмаксимальной. При этом увеличение механического раздражения достигалось при помощи суммированного действия повторных царапин, а при электрическом раздражении — приближением вторичной катушки к первичной. Ниже я даю детальный отчет типичного опыта при одностороннем действии механического раздражения умеренно высокой интенсивности. Образовавшиеся импульсы передаются вниз и вверх от точки раздражения. В данном случае необходимо проследить путь только восходящих импульсов.

Опыт 3. Субмаксимальный раздражитель в виде царапины был нанесен односторонне, в точке S^1 , справа и по вертикали ниже листа 1 (рис. 1, в). Сначала восходящий импульс вызывал в течение 20 сек. опускание листа 1, затем импульс достигал листа 3, который опустился через 5 сек. после опускания листа 1. Однако импульс не останавливается в самом верхнем листе с правой стороны, а переходит на левую сторону, вероятно, после достижения верхушки. Самый верхний лист под номером 4 опускается через 5 сек. после опускания листа 3. Импульс, который до сих пор был восходящим на правой стороне, после перехода через верхушку превратился в нисходящий импульс на левой стороне, что заметно по опусканию

листа 2 через 20 сек. после опускания листа 4. Подробные результаты приведены в следующей таблице:

Расстояние между листьями, мм	Последовательные интервалы времени, сек.
От S до 1	15
От 1 до 3	60
От 3 до 4 (через верхушку)	55
От 4 до 2	65
	20
	5
	15
	20

Результаты, полученные при раздражении индукционным ударом, во всех подробностях схожи с данными, описанными выше. Позднее будет показано (стр. 29), что подобные эффекты воспроизводятся также при раздражении полярным действием постоянного тока. Следовательно, результаты не зависят от способа раздражения, при условии, что раздражение умеренно высокое. Возбуждение становится распространенным при исключительно сильных раздражениях (я скажу об этом позднее).

Я хочу привлечь особое внимание к результатам основных опытов, описанных выше, детальное обсуждение которых поможет правильному пониманию подлинной природы передачи возбуждения. Ниже приводятся установленные важные факты.

1. Импульс возникает при различных способах раздражения, которые эффективны и для возникновения нервного импульса у животного.

2. Поверхностная царапина, не сопровождаемая выделением сока, приводит к возникновению импульса. Раздражение древесины изнутри не влияет существенно на возникновение импульса.

3. Эффективное раздражение неповрежденного растения может быть осуществлено электрическим раздражителем. В этом случае недопустимо малейшее выделение сока или повреждение древесины.

4. Раздражение любой точки на вертикальной линии между двумя листьями дает начало импульсам, передающимся одновременно вверх и вниз. Нервные импульсы у животного передаются в обоих направлениях. Это же наблюдается и в растении.

5. Проведение импульса ограничивается раздражаемой стороной. Таким образом ясно, что существует два различных проводящих пути, расположенных на противоположных сторонах стебля.

6. При сильном одностороннем раздражении стебля восходящий импульс после достижения верхушки переходит на противоположную сторону и превращается в нисходящий. Это может объясняться только тем, что на противоположных сторонах стебля существуют два главных проводящих пути, которые сходятся в верхней части стебля.

Выводы, которые естественно вытекают из факта последовательного возбуждательного опускания листьев, могут быть полностью подтверждены результатами анатомического исследования, данного в последующей главе (стр. 43).

Проводимость между стеблем и листьями

Существование непрерывного проводящего канала между стеблем и листьями выявляется последовательным опусканием листьев после раздражения стебля. Явление, обратное этому, а именно: проводимость из листа в стебель — будет показано в следующем опыте. Найден очень простой и удовлетворительный способ *местного* раздражения с использованием сильно раскаленного острия. Пламя является неудовлетворительным раздражителем по различным причинам, одной из которых является возрастающее влияние горячего воздуха на другие листья, расположенные поблизости. Тонкая и длинная китайская палочка, будучи воспламенена одним концом, медленно горит без пламени и не требует дальнейшего зажигания. Горящий конец всегда раскален и поэтому может быть использован для сильного раздражения в любой точке растения. При локальном раздражении подчерешка мимозы, несущего чувствительные листочки, легко прослеживается ход импульсов: 1) путем последовательного закрытия листочков вверх; 2) сближением подчерешков вследствие возбуждения вторичной листовой подушечки; 3) опусканием листьев, вызванным возбуждением главной листовой подушечки. Импульс затем переходит в стебель, вызывая опускание других листьев. Существование определенной проводящей ткани, которая связывает лист со стеблем, становится еще более ясным из анатомических данных, приведенных в последующей главе.

С этими вполне определенными результатами можно будет устранить распространенные неправильные представления в отношении подлинной природы передачи импульса у растения.

Выводы

Описаны различные способы раздражений растения, которые не вызывают повреждения, выделения сока и не раздражают внутренней древесины. Тем не менее генерируются импульсы, которые передаются на расстояние.

Одностороннее раздражение умеренной интенсивности вызывает импульс, который одновременно распространяется вверх и вниз, по одной и той же вертикальной линии.

Направление импульса ограничивается раздражаемой стороной, возбуждение не возникает на противоположной стороне. Проводящая ткань поэтому не диффузна, а определенно расположена в стебле.

Более сильный односторонний раздражитель вызывает импульс, который, поднявшись до верхушки стебля, переходит на противоположную сторону. Восходящий импульс на одной стороне затем становится обратным, нисходящим импульсом на противоположной стороне. Поэтому должно существовать два главных проводящих пути, которые сходятся в верхушке стебля или около нее.

Существует непрерывность проведения между стеблем и листом.

Глава II

ТЕОРИИ ГИДРОМЕХАНИЧЕСКОЙ ПЕРЕДАЧИ И ПЕРЕДАЧИ ТРАНСПИРАЦИОННЫМ ТОКОМ

Теперь обсудим природу передачи импульса в растениях, которую обычно считают очень отличающейся от передачи нервного импульса у животного. Передача в растениях приписывается: 1) гидромеханическим нарушениям, вызванным раздражением, и 2) перемещению химических стимуляторов при движении сока.

Теория гидромеханической передачи

Вышеупомянутая теория основывается на двух хорошо известных опытах Пфеффера и Габерланда. В первом из них обнаружено, что сильное раздражение проходит через подвергнутую действию хлороформа часть черешка мимозы. Пфеффер предполагает, что проводимость этой части должна быть понижена, так как хлороформ, как известно, снижает двигательную возбудимость. В эксперименте Габерланда некоторые из промежуточных тканей были убиты кипящей водой, несмотря на это, обнаружилось, что импульс проходит через обработанный участок [10].

Из этих двух экспериментов следовало, что импульс, который был передан, не мог быть истинно возбуждающей природы. С другой стороны, известно, что сильное раздражение ведет к изменению гидростатического давления — повышению или понижению его. Предполагалось, что изменение давления передавалось гидромеханическим способом и, достигая отдаленной листовой подушечки, наносило ей удар, который вызывал такой же эффект, как прямое механическое раздражение [11]. В действительности принималось, что передача у мимозы чисто механическая, а не распространение протоплазматического возбуждения.

Хотя Пфеффер и Габерландт защищали теорию гидромеханической передачи, они расходились во взглядах относительно пути передачи импульса. Согласно Пфефферу, этим путем является сосудистая система древесины, которая проводит импульс. Габерландт, с другой стороны, утверждал, что это не сосуды ксилемы, а определенные трубчатые клетки флоэмы, ко-

торые служат для передачи. Я выделяю курсивом важные утверждения в следующих цитатах.

«Дютроше был первым, кто показал, что раздражитель проводится через сосудистые пучки *Mimosa pudica*, и он также пришел к правильному выводу, что передача вызвана пульсацией воды. Впоследствии Пфеффер показал, что раздражитель способен распространяться через часть стебля, обработанную хлороформом, а Габерландт нашел, что омертвевший участок стебля и листа сохраняет свою проводимость некоторое время после того, как ткани были убиты. Мы поэтому полностью подтверждаем приписывание передачи раздражителя движению и изменению давления воды в сосудистых пучках, и, когда сделан на стебле надрез, *раздражитель развивается только в том случае, если нож проникает в сосудистые пучки и вызывает выделение капли воды*»¹.

Дютроше часто в свою поддержку ссылается на то, что в проведении возбуждения в мимозе участвует одна древесина. Я беру следующее описание его опыта из «Электрофизиологии» Бидерманна.

«(Дютроше) показал, что при срезании кольца коры проводимость растения остается такой же. То же самое происходит при удалении сердцевины. Только одна древесина была вовлечена без исключения, или, *точнее, сосудистая система (луб и сосуды)*»².

Сказанное выше не поддерживает предмета спора о том, что мертвая древесина³ одна участвует в проведении, так как вместе с древесиной остается живая флоэма. Как уже установлено, Габерландт пришел к заключению, что отдельные трубчатые клетки флоэмы принимают участие в передаче импульса. Следующая цитата объясняет его взгляды на механическую передачу импульса.

«Элементы, передающие раздражитель у *Mimosa pudica*, находятся не в древесном цилиндре или хатромных долях первичных пучков, как предполагали Дютроше, Сакс, Пфеффер и др., а располагаются в лептомных нитях, где они принимают форму вытянутых трубчатых клеток, уложенных в продольные ряды... Опыты с надрезами показали, что раздражение фактически распространяется в системе высокотургорных трубок и что способ передачи — гидродинамический. Если одну или более трубчатых клеток оставить открытыми при надрезе стебля или черешка, то клеточный сок немедленно вытекает в виде капли прозрачной жидкости; впоследствии ближайшая листовая подушечка немедленно выполняет характерное движение»⁴.

¹ Pfeffer. Physiology of Plants. English translation, 1906, p. 24.

² Biedermann. Electro-physiology. English translation, vol. II, p. 12.

³ Ксилемная ткань полностью не убивается, так как внутри ее расположены живые элементы. Хотя здесь нет истинных проводников возбуждения, тем не менее блок, или сопротивление, оказываемое ими, преодолевается при интенсивном раздражении. Эта ненормальная диффузия является, однако, явлением, совершенно отличным от нормального проведения возбуждения по определенным нервным каналам.

⁴ Haberlandt. Physiological Plant Anatomy. English translation, p. 643.

Теперь я вкратце разберу выводы, сделанные Пфеффером и Габерландтом из их экспериментов о влиянии наркотизации и обработки кипящей водой на проведение импульса. Что касается первого, то чрезвычайно сомнительно, действительно ли проводящая ткань внутри сможет быть эффективно наркотизирована. Задача была почти такой же трудной, как наркотизация нервного ствола, лежащего между мышцами, нанесением хлороформа на кожу снаружи! В случае с растением возможно, что после очень длительного приложения наркотика небольшое количество его может абсорбироваться внутренней проводящей тканью. Но наркотизация в таких условиях может быть только частичной, и этот частичный блок может оказаться не в состоянии задержать импульс, следуемый от интенсивного раздражения, вызываемого глубокой раной (см. также стр. 41).

В экспериментах Габерландта предполагается, что проводящая ткань убита кипящей водой. Если это действительно так, то затем можно предположить, что при исключительно сильном раздражителе гидростатическое изменение может передаться через убитую ткань и вызвать раздражение листа на расстоянии, как механический удар *de novo*. Однако можно сильно сомневаться в том, что ткань действительно убита повсюду. В моих собственных экспериментах я нашел, что крайне трудно быть уверенным в умерщвлении внутренней ткани органа при обработке снаружи кипящей водой.

Осложнения раневого раздражения

Как Пфеффер, так и Габерландт использовали глубокий надрез, или ранение, чтобы вызвать раздражение. Трудности, возникающие при применении такого сильно действующего способа, могут быть понятны из результатов опыта Кюне с проведением раздражения в нерве лягушки.

«Тонкий нерв, который входит в середину *m. sartorius* одной стороной, делится внутри мышцы так, что отдельные волокна содержат многократно дихотомически раздвоенную ветвь. Когда Кюне приводил конец мышцы в состояние теплового окоченения путем погружения его в теплое масло, другая половина, оставшаяся нормальной, *сокращается при перерезке ножницами окоченевшей половины, показывая, что возбуждятся нервные волокна могут все-таки возбуждаться механическим путем между окоченевшим и мертвыми участками мышечного волокна* и, таким образом, проводить центропитательно возбуждение в ветви, которые отделяют окоченевший участок мышцы»¹.

Этот эксперимент служит ясным примером передачи возбуждения в животной ткани, находящейся в состоянии теплового окоченения, он параллелен опыту Габерландта с передачей возбуждения через обработанную кипящей водой ткань растения. В обоих случаях вероятно, что обработан-

¹ Biedermann. Electro-physiology, vol. II, p. 57.

ная кипящей водой ткань, хотя и в состоянии теплового окоченения, не была в действительности убита. Вызванный блок проводимости является в конце концов относительным. Физиологический блок может быть эффективным для нормальной интенсивности раздражения и вместе с тем он будет недостаточен в условиях ненормальной интенсивности как, например, при ожоге или при надрезах. В опытах Кюне интенсивное возбуждение при надрезах ножницами было трудно остановить, хотя проводимость нерва была понижена тепловым окоченением.

Подобными рассуждениями можно объяснить, как интенсивное раздражение, возникающее при ожоге или надрезах, может проводиться через наркотизированный или обработанный кипящей водой участок мимозы.

Диффузное возбуждение при действии интенсивного раздражителя

Самым большим источником ошибок в исследовании проведения возбуждения является применение таких сильно действующих способов раздражения, как глубокие ранения или ожоги. Хотя нормальное проведение под действием умеренного раздражителя ограничивается хорошо определяемой проводящей тканью, при действии сильного раздражителя имеет место диффузия возбуждения. Это демонстрируется в опыте 18, описанном в главе IV. Аналогичное явление встречается также при проведении нервного возбуждения у животного, где при ненормально сильном раздражении возбуждение становится диффузным.

Очевидно, что необходимо избегать грубых сильно действующих методов раздражения в исследовании проведения возбуждения. Целью исследования является не измерение сильных нарушений, становящихся широко диффузными, а выяснение природы передачи возбуждения при нормальных способах раздражения. При использовании раздражителя с постепенно меняющейся интенсивностью можно легко определить характер импульсов, возникших при наблюдении эффектов различных физиологических блоков, по измененной способности проведения.

Теория транспирационного тока

Другая высказываемая в настоящее время теория заключается в том, что проведение в мимозе осуществляется транспирационным током, несущим по сосудам ксилемы какое-то стимулирующее вещество, выделенное древесиной при ее раздражении. Рикка¹ описал следующие опыты в подтверждение этой теории. Он разрезал поперек побег *Mimosa Spegazzinii* и скреплял обе части трубкой, заполненной водой. Интенсивное раздражение

¹ U. Ricca. Soluzione d'un problema di Fisiologia. — Nuovo Giorn. Bot. It., 1916, vol. 23; Solution d'un probleme de physiologie. — Arch. Ital. d. Biol., 1916, vol. 65.

нижней половины разрезанного стебля пламенем часто приводило к опусканию листьев в верхней половине. При нанесении экстракта, полученного из ткани междоузлий, на разрезанный конец стебля также наблюдалось опускание листьев. Сноу¹ получил подобные результаты с *Mimosa pudica*.

Чтобы подтвердить теорию транспирационного тока, необходимо проверить, что 1) возбуждение осуществляется только раздражением древесины, 2) гипотетическое стимулирующее вещество выделяется как следствие раздражения, 3) передача осуществляется через водное пространство и 4) возбуждающее вещество переносится транспирационным током с той же скоростью, что и импульс, вызывающий последовательное опускание листьев.

Ранение древесины

Пфеффер и Габерландт утверждают, что «раздражитель развивается только в том случае, если нож проникает в сосудистые пучки и вызывает выделение капли воды». Таким образом, предполагается, что вытекание воды дает начало внезапному изменению давления и возникновению гидромеханического импульса. Теория транспирационного тока предполагает, что возбуждению древесины предшествует выделение стимулятора, который, перемещаясь с движением сока, вызывает опускание листьев. Теперь гипотетическое построение, на котором основываются две теории, неизбежно рухнет, если будет показано, что возбуждение может возникать 1) без ранения древесины и 2) без выделения сока из надреза стебля.

Удивительно, что сторонники этих двух теорий не принимают во внимание тот явный факт, что возбуждение может совершаться без ранения растения, при поверхностной царапине, при резком трении и при электрическом ударе средней интенсивности. Я показал в опыте 1, что импульсы, возникшие при поверхностной царапине, которая не раздражает древесину, передавались на расстояние; не было ни раны, ни вытекания сока — причин гидромеханического нарушения.

Следующие опыты показывают, что для возникновения импульса достаточно простого трения.

Опыт 4. Черешок мимозы помещают между зажимом тисков, чтобы предотвратить любое механическое сотрясение. Подходящее устройство позволяет быстро освобождать черешок для наблюдения ответного опускания листа. Черешок подвергается раздражению от трения, возникающего при натирании его наждачной бумагой. Если теперь быстро открыть зажимы, то лист в первый момент будет сохранять нормальное положение, и только после короткого интервала, вследствие возбуждения, начнется опускание листа. Задержка происходит из-за прохождения импульса через ткань междоузлия растения.

¹ R. Snow. Conduction of Excitation in Stem and Leaf of *Mimosa pudica*. — Royal Soc. Proc. B., 1924, vol. 96, p. 349.

Даже более убедительным является результат уже описанного эффекта электрического раздражения средней интенсивности на целое растение (опыт 2). Как уже было указано, в этих случаях маловероятна возможность выделения сока или повреждения древесины.

Как теория гидромеханического изменения, так и теория транспирационного тока основывается на предположении, что глубокое ранение, вызывающее вытекание сока или раздражение древесины, существенно для передачи импульса. Я уже показал, что передача имеет место даже при полном отсутствии какого-либо ранения: от раздражения поверхностным трением или от электрического удара. Существенное построение, на котором эти обе теории построены, рушится.

Теория транспирационного тока включает три других предположения: передача происходит через водное пространство, транспирационный ток переносит гипотетическое возбуждающее вещество, выделяемое при раздражении древесины, и скорость движения сока та же, что и скорость передачи импульса. Следующие эксперименты опровергнут все три этих предположения.

Передача через водное пространство

Я могу начать с упоминания работы Кокетцу¹, в которой черешок мимозы перерезался поперек и две части соединялись трубкой, наполненной водой; никакого доказательства того, что импульс, возникающий при раздражении дистальной половины, был проведен через водное пространство на другую половину, получено не было. Мои опыты со стеблем мимозы для подтверждения передачи через водное пространство были проделаны более чем с 50 экземплярами *Mimosa pudica*, выросшими в различных условиях около института. Опыты включали разные способы сильного раздражения; однако результаты во всех случаях были равнозначными. Некоторые опыты были проделаны с надрезом стебля. Я уже показывал ранее², что нормальная возбудимость надрезанного образца полностью восстанавливается в течение нескольких часов и что реакция этого образца очень сходна с реакцией целого растения.

Опыт 5. Разделенный стебель был двумя концами погружен в трубку, наполненную водой, и эти концы были приведены в контакт друг с другом. Чувствительность верхней и нижней частей стебля была такой, что раздельное нанесение индукционного удара минимальной интенсивности в течение одной секунды вызывало опускание листьев в обеих частях. После восстановления раздражитель наносился на нижнюю часть, при этом интенсив-

¹ R. K o k e t s u. Journal of the Department of agriculture, Kyashu.— Imperial University, 1923, vol. 1, p. 55; Base Physiological and Anatomical Investigation on *Mimosa pudica*.— Proc. Roy. Soc., 1925, B. 98, p. 290.

² Physiological Investigation with Petiole-pulvinus Preparations of *Mimosa pudica*.— Proc. Roy. Soc., 1916, vol. 89.

ность увеличивалась до максимальной и продолжительность нанесения также увеличивалась от 1 до 20 сек. Вопреки этому очень интенсивному раздражению не было получено доказательства проведения через водное пространство.

Опыт 6. Раздражение было электротермическое. Тонкий кусок платиновой проволоки наматывался вокруг нижнего участка стебля; прохождение сильного электрического тока накаляло проволоку докрасна. Хотя нижний участок был опален таким интенсивным раздражителем, верхний участок оставался невозбужденным, показывая, что импульсы не передаются через водное пространство.

Предполагаемая передача через водное пространство, в случае стебля и черешка *Mimosa spagazzinii*, привела Рикка к формулировке теории транспирационного тока. Сноу в своей статье¹ утверждает, что «в листе *M. Spagazzinii* возбуждение непрерывно проводится механизмом, который не имеет ничего общего с водным током». В противоположность очень острой теории различия давления, начало которой положил Диксон, Сноу заявляет, что «изменение давления в трубчатых клетках не играет роли в проведении возбуждения даже в листе». Сноу, однако, высказывает мнение, что проведение в стебле осуществляется движением воды, которая переносит гипотетическое возбуждающее вещество. Сейчас же будет показано, что это предположение не имеет никакого основания.

Гипотетическое возбуждающее вещество

Теория транспирационного тока включает предположение о выделении возбуждающего вещества как результате раздражения. Следующий эксперимент покажет, что мы не смогли получить доказательств о выделении такого вещества.

Опыт 7. Нанесение экстракта на обрезанный конец. Экстракт, приготовленный из междоузлий мимозы, был нанесен на обрезанный конец стебля. Это не вызвало возбуждения, хотя опыт повторялся с 20 различными экземплярами. Понятно, что определенные растительные экстракты могут действовать как возбуждающие вещества. Растительные алкалоиды ядовитых доз на обрезанный конец стебля. Однако совершенно неправильно заключать, что алкалоид выделяется растением под действием минимально эффективных раздражений.

Но если даже допустить факт существования возбуждающего вещества, то еще остается вопрос о скорости его перемещения. Так как если теория транспирационного потока, который переносит возбуждающее вещество, должна быть идентична скорости передачи импульса. Сноу показал, что наивысшая ско-

¹ Proceedings of the Royal Society, April 2, 1925.

рость подъема сока в мимозе 18,5 см/мин, или 3 мм/сек. Я нашел, что наивысшая скорость передачи возбуждения в тонких черешках мимозы значительно колеблется, достигая 400 мм/сек. С другой стороны, в нормальных условиях сок поднимается вверх, а возбуждение распространяется как вверх, так и вниз одновременно.

Вместо того, чтобы сравнивать скорости движения сока и передачи возбуждения у различных растений, результаты могли бы быть более убедительны, если эти скорости определить у одного и того же экземпляра. Более того, возможно так поставить опыт, что практически не будет движения сока в направлении передачи возбуждения.

Одновременное определение движения сока и передачи импульса

Скорость перемещения возбуждающего вещества может быть легко установлена 1) с помощью красящего агента, который также является возбуждающим веществом, или 2) при использовании лишенного окраски возбуждающего вещества, перемещение которого с движением сока может быть обнаружено путем применения соответствующего «проявителя». Я опишу три типичных опыта, выполненных с тремя различными видами растений.

Опыт 8. Метиленовая синь в умеренно сильной концентрации является возбудителем. Тонкий и длинный цветочный стебель *Biophytum sensitivum* является очень эффективным проводником возбуждения. Когда стебель возбужден механическим, электрическим возбудителем или химическим раздражителем, возникший импульс движется вниз против нормального направления восхождения сока и достигает розетки листьев, вызывая закрывание чувствительных листочков от центра к периферии. Для ускорения абсорбции возбуждающего красителя верхушку цветочного стебля срезают поперек и кусок влажной ткани помещают на подрезанный конец. После восстановления листочков от возбуждающего импульса, вызванного надрезом, метиленовая синь наносится на надрезанный конец. Было найдено, что импульс от этого возбуждающего вещества достигает листочков и вызывает их закрытие. Время, необходимое для передачи импульса, равнялось 30 сек., и за это время импульс проходит длину цветоножки и стебля, равную 60 мм. Предел распространения красящего раствора вниз был установлен путем исследования продольных срезов цветочного стебля под микроскопом. Было найдено, что перемещение его за 30 сек. очень незначительно, не более чем на 0,3 мм. Это обусловлено скорее медленной диффузией, чем движением сока. Даже при предположении, что транспирационный ток может перемещать сок вниз, скорость передачи возбуждения очень отличалась от движения сока: она была по крайней мере в 200 раз быстрее. Подобные результаты были получены мною с эозином.

Опыт 9. Подопытным растением в этом случае была *Mimosa pudica*, в качестве возбуждающего средства использовалась капля раствора соляной

кислоты. Предел перемещения проверялся нанесением азотнокислого серебра, которое с соляной кислотой дает белый осадок. Кислота наносилась на верхушку верхнего листа. Чтобы способствовать лучшей абсорбции кислоты, место среза рекомендуется промывать эфиром. Полдюжины опытов дали сходные результаты, из которых типичными являются следующие. Импульс, вызываемый кислотным раздражителем, распространяется вниз и за 40 сек. вызывает последовательное опускание семи нижних листьев. Расстояние передачи импульса равно 120 мм. Исследование срезов растения при помощи раствора азотнокислого серебра показало, что кислота не перемещается вниз, а практически локализуется в точке нанесения.

Опыт 10. Для этого опыта я брал разновидности древесной чувствительной *M. Spegazzinii*. Все растения были молодого возраста. Черешок каждого листа несет от пяти до семи пар подчерешков, каждый из которых в свою очередь несет около 30 пар листочков относительно большого размера. Прохождение импульса вследствие возбуждения сопровождается опусканием подчерешков и листочков в определенной последовательности. Подушечки листочков высокочувствительны; вторичные подушечки подчерешков также достаточно чувствительны, но главная подушечка листа практически нечувствительна.

Капля соляной кислоты наносилась на самый конец наивысшего подчерешка справа (рис. 2). Импульс распространялся внутрь и достигал главного черешка, затем он двигался в центrostремительном направлении к стеблю; последовательные пары подчерешков и их листочки опускались вследствие возбуждения. Расстояние, на которое распространяется импульс, достигая верхнего подчерешка, равнялось 64 мм, время передачи — 10 сек. Импульс достиг четвертой, пятой пары подчерешков и был передан на расстояние в 135 мм в течение 55 сек. Химические опыты с азотнокислым серебром показали, что кислота, нанесенная на верхушку подчерешка, не перемещалась, а локализовалась в точке нанесения.

Результаты опытов, описанные выше, убедительно доказывают, что передача импульса никоим образом не связана с движением сока. Поэтому

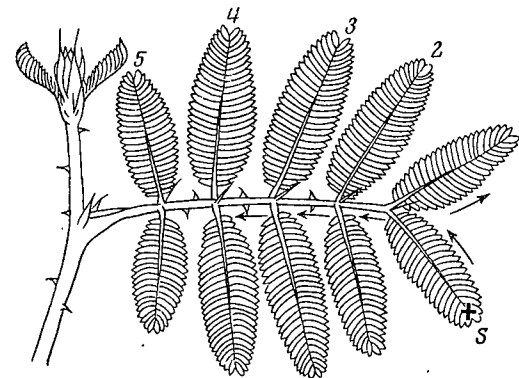


Рис. 2. Центrostремительный импульс в черешке *M. Spegazzinii* при приложении химического раздражителя в точке S

теория транспирационного тока как средства проведения возбуждений полностью дискредитирована.

Нормальная передача в таком случае не является гидромеханической, или следствием движения сока. Таким образом, остается одна альтернатива: передача представляет собой распространение протоплазматического возбуждения, как это имеет место в нерве животного. Мои исследования на эту тему¹, выполненные в течение более чем 20 лет, представляют убедительные доказательства нервного характера передачи импульсов в растениях. Я намереваюсь в следующих главах дать отчет о моих исследованиях по данному вопросу. Во-первых, я опишу опыты, которые доказывают возбудительный характер проведения импульса в мимозе, и затем постараюсь дать характеристику проводящей ткани. В заключение я дам толкование моему новому открытию этого явления у мимозы, указывающего на высокую степень дифференциации ее нервной системы.

Выводы

Установлено, хотя еще и не полностью, что древесина является тканью проводящей импульс. Но опыты Габерландта доказывают, что проводящая ткань — флоэма, а не ксилема.

Гидромеханическая теория основывается на наблюдениях Пфеффера о том, что возбуждение эффективно только тогда, когда нож проникает в сосудистые пучки и дает возможность вытечь капле воды. Поэтому опускание листа вследствие возбуждения на значительном расстоянии является следствием переданного механического удара или тяги.

Здесь было показано, что возбуждение может быть легко осуществлено без ранения и выделения сока, поэтому передача не является гидромеханической.

Теория перемещения при помощи транспирационного тока основывается на предположении о том, что гипотетическое возбуждающее вещество, выделяемое в результате раздражения древесины, переносится транспирационным током с той же скоростью, что и импульс, который вызывает последовательное опускание листьев. Прделаны опыты для одновременного определения скорости импульса и скорости транспорта химического возбуждающего вещества, вызывающего импульс. Результаты показывают, что, в то время как химически активное вещество остается практически локализованным в точке нанесения, возникший импульс передается на значительное расстояние. Передачу импульса поэтому нельзя связывать с движением сока.

¹ Plant Response, 1906; Comparative Electro-physiology, 1907; Irritability of Plants, 1913.

Глава III

ВОЗБУДИТЕЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР ПЕРЕДАВАЕМОГО ИМПУЛЬСА

Результаты исследований, описанные в предыдущей главе, показывают, что передача импульса в мимозе не обусловлена ни гидромеханическим повреждением, ни транспирационным потоком. Теперь я попытаюсь доказать, что передача импульса в растении является физиологической и в основном носит тот же характер, что и нервный импульс у животного.

Удовлетворительные доказательства получаются только при использовании такого вида возбуждения, который является чисто физиологическим и не вызывает никакого физического повреждения. Передача импульса в этом случае может быть объяснена только распространением протоплазматического возбуждения. Дальнейшее подтверждение было бы дано действием физиологического блока, который задерживает возбуждающий импульс, но не имеет влияния на гидромеханическое повреждение или транспирационный ток. Нижеследующее представляет результаты моих исследований, посвященных изучению 1) возникновения возбуждения, вызванного постоянным током различной полярности, и 2) электротонической задержке передачи импульса.

Полярное возбуждающее действие постоянного тока

Хорошо известно, что электрический ток вызывает специфические возбуждающие реакции в тканях животного. Возникновение возбуждения наблюдается как при внезапном включении тока, так и при выключении его. Так, когда слабый электрический ток проходит через мышцу при помощи двух электродов, возбуждающее сокращение начинается сразу с включением тока под катодом, где он выходит из ткани, и возбуждение не возникает у анода, т. е. в точке входа тока в мышцу. При выключении тока возбуждение не возникает ни под катодом, ни под анодом. Когда интенсивность электрического тока возрастает, возбуждение возникает по-прежнему только под катодом, тогда как при выключении тока возбуждение имеет место под анодом.

Эти характерные эффекты вызываются не только прямым приложением тока, но также и косвенным. Так, нервный импульс, возникший на нерве в точке катода, при включении тока проводится по нерву, вызывая возбуждающее сокращение конечной мышцы. Подобным образом выключение более сильного электрического тока вызывает возникновение импульса под анодом.

Различными исследователями было установлено, что характерные полярные эффекты при действии тока на *Protozoa* имеют, вообще говоря, обратный характер, чем в тканях животного. Следовательно, было высказано предположение, что законы полярной реакции в неволокнистой протоплазме должны отличаться от законов в высокодифференцированных тканях животного. Мои опыты, относящиеся к полярному действию электрического тока на растения, доказывают, что ответы недифференцированной протоплазмы растительной ткани идентичны ответам животных тканей. Это демонстрируется следующими опытами с первичными листовыми подушечками *Mimosa pudica*.

Полярное действие тока на листовую подушечку мимозы

Монополярный метод. Один электрод от батареи прикладывается к листовой подушечке, а второй — присоединяется к удаленной индифферентной точке. Переключателем, при помощи которого ток в любом направлении может быть включен или выключен, можно выполнить четыре операции. Рис. 3 иллюстрирует положение после быстрого включения тока наклон переключателя влево; листовая подушечка соединяется с катодом. Соответствующими манипуляциями переключателя листовая подушечка может быть подвергнута действию 1) включения катода, 2) выключения катода, 3) включения анода и 4) выключения анода.

Опыт 11. Действие слабого тока. Я использовал листья мимозы, находившиеся в состоянии умеренной чувствительности. Электрическое сопротивление между двумя точками контакта исчислялось в миллион ом. ЭДС в 8 в была достаточной, чтобы вызвать опускание листьев под действием возбуждения. Листовая подушечка была соединена с катодом. Возбуждение вызывается быстрой включением и выключением тока, а не продолжительностью его действия. Следовательно, если после возбуждающего опускания листьев действие тока продолжается, то лист сам выпрямляется. Ток выключен — это не вызывает возбуждения. Переключатель затем наклоняют вправо — листовая подушечка подключается к аноду: в этот момент возбуждение не возникает; не возникает оно под анодом и в момент выключения тока.

Опыт 12. Действие умеренного тока. ЭДС действующего тока была увеличена до 12 в. В проведенном эксперименте при помощи обычного цикла переключений было найдено, что возбуждение возникает под катодом

в момент включения и не возникает в момент выключения тока. С другой стороны, эффект под анодом был иной: возбуждение возникало только на выключение и не возникало на включение тока.

Автоматическая регистрация движения растения дается на рис. 4. Нормальная сигнальная линия внизу показывает отсутствие тока; подъем линии вверх — включение катода; возвращение к горизонтали — выключение

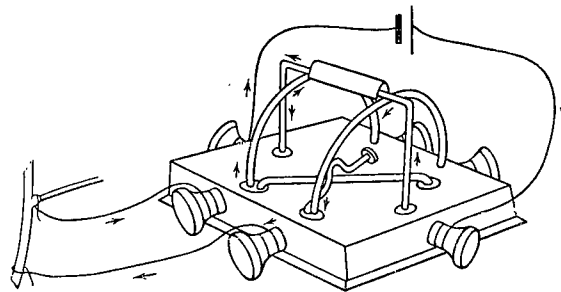


Рис. 3. Коммутатор

Электрическая цепь соединена с подушечкой и с индифферентной точкой стебля. Наклон коммутатора влево замыкает катод на листовую подушечку. Слабое движение вправо размыкает катодный ток. При наклоне вправо к подушечке подается анодный ток. Слабый наклон в обратную сторону вызывает размыкание анодного тока

катода; скачок линии вниз — включение анода и возвращение к горизонтали — выключение анода. Можно отметить, что при 8 в возбуждение наблюдается под катодом только при включении. При 12 в наблюдается более сильная реакция под катодом на включение тока, и не было реакции на выключение. Возбуждение под анодом при включении не возникало, зато оно было под анодом при выключении тока.

Универсальность этих характерных полярных возбуждений доказывается результатами опытов, которые я выполнил с чувствительными органами многих других растений, таких как листочки *Mimosa*, *Biophytum*, *Neptunia oleracea*, *Averrhoa carambola* и *Averrhoa bilimbi*. Эффективная интенсивность тока зависит от возбудимости данного вида: сильные виды возбудимы даже слабым током [12]. Эта интенсивность зависит также от относительной возбудимости различных моторных органов: подушечки листочков в большинстве случаев более чувствительны, чем главная листовая подушечка. Как пример реакции листочков я описываю опыт с *Biophytum sensitivum*, применяя **биполярный метод**. Два электрода приложены к двум точкам на черешке, который несет многочисленные пары подвижных листочков.

Опыт 13. *Эффект слабого тока.* Слабый ток вызывает возбуждение только под катодом в момент включения и не вызывает возбуждения на выключение. Под анодом возбуждение не возникает ни на включение, ни на выключение.

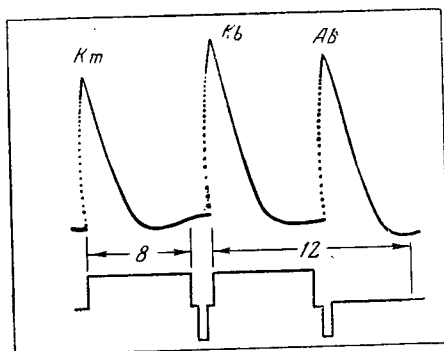


Рис. 4. Возбуждение при замыкании катода K_t при 8 в; возбуждение при замыкании катода и размыкании анода Ab при 12 в.

Таким образом, формулой для возбуждающей реакции от слабого тока является K_t .

Опыт 14. *Действие умеренного тока.* Возбуждение наблюдалось только под катодом при включении и под анодом при выключении. Я даю рисунок, иллюстрирующий эти реакции (рис. 5); слева — возбуждение, возникающее под катодом при включении, которое не остается локальным, а распространяется в обоих направлениях. После возвращения листочков в первоначальное положение цепь размыкалась и возбуждение возникало под анодом. Формула для действия умеренной интенсивности тока $K_t A_b$.

Были проделаны многочисленные опыты с различными растениями, которые дали подобные результаты. В двух таблицах на стр. 33 приведены данные по действию слабого и умеренного тока. Величины тока, приведенные в таблице, были минимально эффективными для высоковозбудимых образцов.

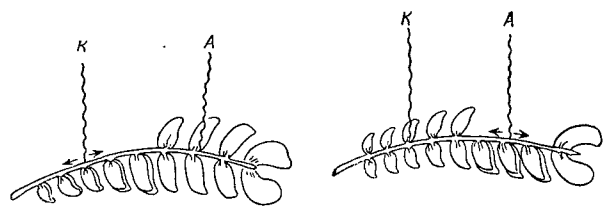


Рис. 5. Иллюстрация слева показывает возбуждение, возникающее при замыкании катода; иллюстрация справа показывает эффект размыкания анода (*Biophytum sensitivum*)

Таким образом, специфические реакции растений на электрический ток во всех чертах подобны реакциям животных тканей.

Законы полярного возбуждения для растений: 1) при слабом токе катод возбуждает при включении и не возбуждает при выключении тока; 2) при умеренной

интенсивности тока катод возбуждает при включении и не возбуждает при выключении. Анод возбуждает при выключении тока и не возбуждает при включении его.

Таблица 1

Действие слабого тока на различные чувствительные растения

Образец	Число опытов	Минимальный ток, мка
Листочки <i>Mimosa</i> . . .	25	0,7
» <i>Biophytum</i> . .	50	0,5
» <i>Neptunia</i> . . .	5	7,0
» <i>A. carambola</i> .	10	4,0
» <i>A. bilimbi</i> . .	5	6,0
Лист <i>Mimosa</i> . . .	15	2,0

Возбуждение возникает только под катодом при включении. Формула K_t .

Таблица 2

Действие умеренного тока на различные чувствительные растения

Образец	Число опытов	Минимальный ток, мка
Листочки <i>Mimosa</i> . . .	25	1,6
» <i>Biophytum</i> . .	50	2,1
» <i>Neptunia</i> . . .	5	12,0
» <i>A. carambola</i> .	10	11,0
» <i>A. bilimbi</i> . .	5	16,0
Лист <i>Mimosa</i> . . .	15	4,0

Возбуждение только под катодом при включении и под анодом при выключении тока. Формула $K_t A_b$.

Различная возбуждающая передача под катодом при включении и под анодом при выключении доказывает, что эта передача осуществляется не за счет гидромеханического изменения и не транспирационным потоком, а путем распространения протоплазматического возбуждения.

Интенсивность тока, вызывающая возбуждающий импульс, часто крайне мала. Для биофитума она может быть всего 0,5 мка, такая интенсивность не может быть ощутима даже высокочувствительным кончиком человеческого языка.

Передача полярного возбуждения в стебле

Опыт 15. Два электрических проводника были присоединены с левой стороны прямого стебля *Mimosa pudica* между листьями 4 и 6 (рис. 6). Применялся довольно сильный ток в 6 в. При включении тока возбуждающий импульс возникал под катодом, как в предыдущих опытах, и листья 6 и 8 опускались в последовательном порядке. Из-за электротонического блока, действие которого будет вскоре объяснено, возбуждение не может быть передано вниз. Когда ток прерывается, возбуждение возникает под анодом и импульс распространяется вниз, листья 4 и 2 опускаются один за другим.

Опыт 16. Действие более сильного тока. ЭДС была увеличена до 10 в. Это дало под катодом при включении более сильный импульс, который поднимается по левой стороне и вызывает последовательное опускание листьев снизу вверх. После того как импульс достигнет верхушки, он переходит на правую сторону; направление распространения импульса меняется от восходящего на левой стороне к нисходящему на правой. Эффект от достаточно сильного одностороннего раздражения полярным действием тока, таким образом, такой же, как и в случае применения царапающего раздражителя или индукционного удара (опыт 3).

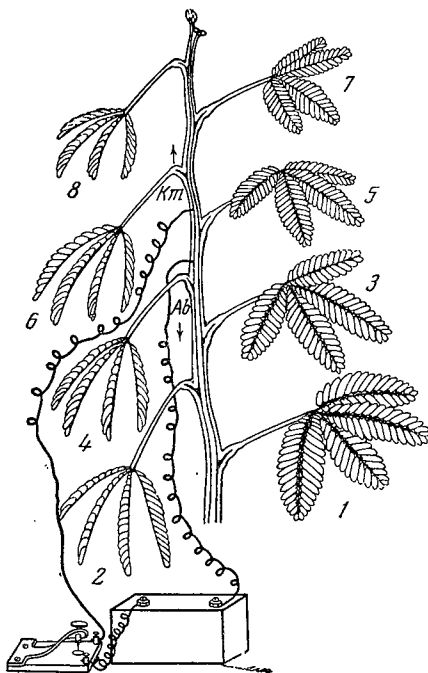


Рис. 6. Возбуждение при замыкании катода *Kт* и при размыкании анода *Аб*

В первом случае ток перемещается вверх, во втором — вниз

механического нарушения, вызванного внезапным изменением давления.

Опыт 17. В этом эксперименте желательно использовать тест-стимул, который может поддерживаться постоянным или увеличиваться в количественном отношении. С помощью скользящей индукционной катушки легко получить такую интенсивность раздражения, которая будет всегда эффективна. Проксимальный из двух возбуждающих электродов помещается на главный черешок на расстояние 30 мм от первичной подушечки. В центре, между точками раздражения и подушечкой, помещаются два полярных электрода с межполюсным расстоянием 5 мм, через которые пропускается постоянный ток, вызывающий электротонический блок.

Задержка передачи электротоническим блоком

Можно применить и другой метод для определения истинной природы передаваемого импульса в растениях. Когда поляризующий ток от батареи проходит вдоль нерва животного, передаваемый нервный импульс задерживается. Физиологический блок сохраняется на время прохождения тока и проведение восстанавливается только после выключения блокирующего тока. Таким образом, особый интерес заключается в том, что в нашем распоряжении имеется физиологический блок, который может быть «наложен» или «снят» последовательно. Очевидно, что такой блок не может вызвать ни задержку движения сока, ни гидро-

Регистрация ответа листьев производилась при помощи резонирующего саморегистратора, описанного в главе VI. Эффективный тест-стимул был всегда одним и тем же. Он применялся с интервалом в 20 мин. В течение этого времени лист успевал выпрямиться. Электротонический блок «снимался» и «накладывался» поочередно. Нижняя отметка на рисунке обозначает применение тест-стимула. Блок включался в *В* и *В*. Запись показывает (рис. 7), что передача возбуждения неизменно задерживалась, когда блокирующий ток включался, и восстанавливалась при выключении тока.

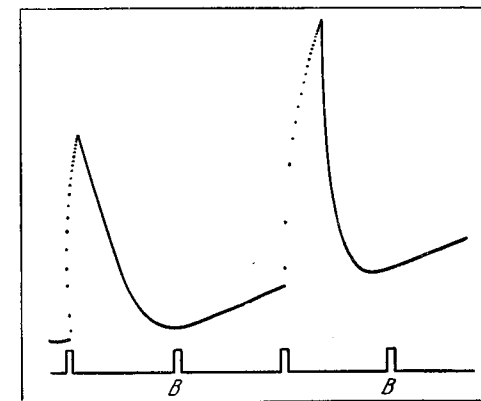


Рис. 7. Записи передаваемого возбуждения при наложении и снятии блока

Задержка передаваемого возбуждения при электротоническом блоке *ВВ*

Ввиду того что передача импульса в черешке мимозы задерживается электротоническим блоком, так же как и передача в нерве животного, очевидно, что в обоих случаях существенную роль играет один и тот же процесс; если он называется «нервным» в случае животного, то в равной мере можно применить этот термин в случае растения. Возбуждающий импульс в растениях будет обозначаться в дальнейшем как нервный импульс.

Выводы

Протоплазматическое возбуждение вызывается в растениях полярным действием постоянного тока. Возникающий импульс — чисто физиологический.

Установлены следующие законы полярного возбуждения в растениях:

1. При слабом токе возбуждение возникает только под катодом при включении тока.

2. При токе умеренной интенсивности возбуждение наблюдается при включении под катодом и при выключении под анодом.

Таким образом, полярные реакции недифференцированной протоплазмы растения являются идентичными тем, которые наблюдаются у высокодифференцированной животной ткани.

Установлено, что возбуждение в некоторых чувствительных растениях возникает от такого слабого тока, который не может быть обнаружен даже очень чувствительным кончиком человеческого языка.

Следовательно, нормальный импульс в проводящей ткани растений вызывается не гидромеханическим нарушением, а распространением протоплазматического возбуждения, так же как в нерве животного.

Слабое одностороннее полярное возбуждение проводится только по раздражаемой стороне стебля, от раздражения током большей силы импульс поднимается по раздражаемой стороне и после достижения верхушки опускается по противоположной стороне. Возникновение этого эффекта является аналогичным тому, что получается при одностороннем раздражении цапающим раздражителем и индукционным ударом.

Нервный импульс у животного задерживается наложением электротонического блока; проведение восстанавливается с прекращением действия электротонического тока. Подобно этому передача импульса в растении может быть повторно задержана и восстановлена попеременным наложением и устранением электротонического блока.

Эти результаты убедительно доказывают, что передача возбуждающего импульса в растениях по существу однотипна с передачей нервного импульса у животных.

Глава IV

АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОВОДЯЩЕЙ ТКАНИ

Нервный импульс сам по себе невидим, и распространение его вдоль нерва может быть обнаружено только электрическими изменениями, которые ему сопутствуют. Нервная ткань расположена внутри растений и проблема выявления ее местоположения сопровождается многочисленными трудностями. Однако мне удалось разрешить эту проблему с помощью моего электрического зонда. Когда зонд постепенно вводился поперечно в черешок, чувствительный гальванометр, находившийся в цепи с зондом, практически оставался неподвижным до соприкосновения кончика зонда с нервом, через который проводится протоплазматическое возбуждение. Прохождение импульса обнаруживается электрическим отрицательным ответом гальванометра.

Проводящие пучки в черешке

Черешок содержит четыре основных сосудистых пучка, видных на микрофотографии поперечного среза (рис. 8): *E* — эпидермис, *C* — кора, *S* — полые цилиндрические клетки склеренхимы, обеспечивающие механическую прочность и защиту проводящей ткани, *F* — один из четырех сосудистых пучков, *O* — центральная сердцевина. Четыре сосудистых пучка сходятся в листовой подушечке и кажутся сросшимися почти в сплошное кольцо.

В следующей таблице представлены данные микрометрических измерений расстояния различных тканей от поверхности и толщина этих тканей (табл. 1).

Результат опытов, выполненных методом удаления различных тканей, всегда приводят в подтверждение взгляда о том, что ксилема является проводником импульса. Данные таблицы, представленные выше; показывают, как незначительна толщина различных слоев; между ними нет промежутка, так как они непрерывны. Только при микроскопическом исследовании возможно различить, где кончается одна ткань и начинается другая. Поэтому практически невозможно удалить рукой (без микроскопических приспособлений) ка кой-нибудь определенный слой, не повредив другие.

Кроме того, если проводимость сохранится после удаления наружной флоэмы, из этого не следует, что ксилема является проводящей тканью, так как остается еще внутренняя флоэма. Метод удаления различных тканей для определения проводящей ткани является не только грубым, но

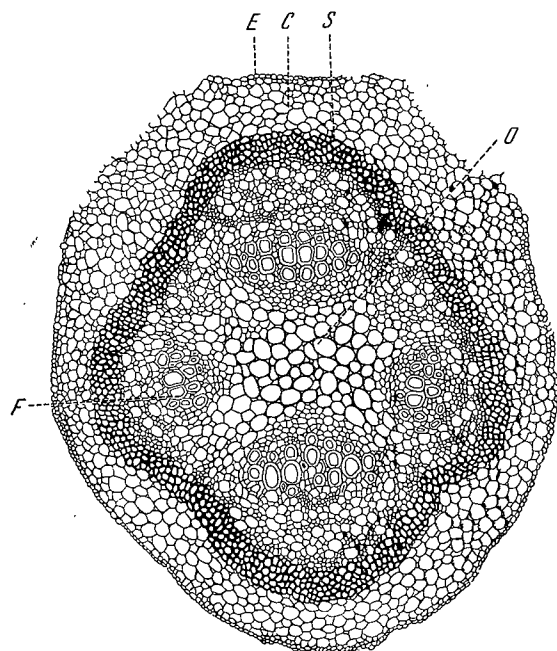


Рис. 8. Поперечный срез черешка мимозы, показывающий четыре главных пучка, включенных в защитный цилиндр склеренхимы (два отдаленных пучка в верхних углах не показаны)

E — эпидермис; *C* — кора; *S* — склеренхима; *F* — один из четырех главных сосудистых пучков; *O* — сердцевина

является электрический метод, и результаты, полученные с его помощью, ясно свидетельствуют, что проводником возбуждения является флоэма.

Два флоэмных пучка — внешний и внутренний

По поводу моего утверждения о существовании внутренней флоэмы имеются возражения; существует мнение, что в отличие от наружной флоэмы внутренняя ткань содержит только паренхимные клетки и не содержит

порождает многочисленные источники ошибок, а выводы, сделанные из результатов, полученных этим методом, противоречат друг другу. Так, если некоторые исследователи пришли к заключению, что ксилема является проводящей тканью, то Габерландт установил, что именно флоэма, а не ксилема служит проводящей тканью. Надежным методом для определения местоположения проводящей ткани

Таблица 1

Расстояния от поверхности и толщина различных тканей в черешке

Ткань	Расстояние от поверхности, мм	Толщина, мм
Эпидермис	0	0,02
Кора	0,02	0,09
Склеренхима	0,105	0,06
Внешняя флоэма	0,165	0,12
Ксилема	0,285	0,13
Внутренняя флоэма	0,415	0,08
Сердцевина	0,495	

трубчатых. Это возражение совершенно беспочвенно, что будет видно из последующего изложения, где я показываю, как посредством избирательного окрашивания можно различить две соседние системы тканей, имеющие различные функции, или установить сходные функциональные активности двух тканей, отделенных друг от друга.

Во-первых, необходимо выделить две флоэмы из других тканей. Сейчас признается, что проводником возбуждения является наружная флоэма. Чтобы доказать, что существует внутренняя проводящая флоэма, необходимо установить

1) что внутренняя флоэма дает реакции окрашивания, общие с внешней флоэмой; более того, реакция флоэм как внутренней, так и внешней отличается от разделяющей их ксилемы, а также от других соседних тканей, таких как паренхима коры и сердцевина;

2) что поскольку проводимость наружной флоэмы связана с наличием трубчатых клеток, то, если внутренняя флоэма является проводящей, она должна обладать подобными же трубчатыми клетками;

3) что внутренняя флоэма должна проводить возбуждение.

Дифференциация тканей. Дифференциальное окрашивание показывает большое отличие двух окрашиваемых тканей друг от друга. Чтобы достичь сильных контрастов, необходимо отрегулировать продолжительность окрашивания, так как очень длительное действие краски вызывает диффузное окрашивание. Точно рассчитав время окрашивания гематоксилином или сафранином, можно получить очень заметную разницу между флоэмой и ксилемой. Обе флоэмы, внутренняя и наружная, окрашены в темно-фиолетовый цвет, лежащая между ними ксилема — в красный цвет. Остальные ткани окрашиваются слабо.

При другом методе срез сначала в течение короткого времени подвергается действию гематоксилина, а затем долгое время обрабатывается бисмарком коричневым. Осмотр поперечного среза показал, что ксилема, паренхима коры и сердцевина окрашены в коричневый цвет, а наружная флоэма *P* и ткань с внутренней стороны ксилемы, которая фактически является внутренней флоэмой *P'*, окрашены в темно-фиолетовый цвет (рис. 9). Таким образом, окрашивание наружной и внутренней флоэм хотя и одинаково, но отличается от окрашивания соседних тканей [13].

Микроскопическое исследование продольного среза. Чтобы установить анатомическую характеристику двух флоэм, были сделаны продольные срезы одного из пучков. На рис. 9 показан срез при большом увеличении микроскопа, где *E* — эпидермис, *C* — паренхима коры, *S* — оболочка защитной склеренхимы, *P* — вытянутые трубчатые клетки наружной флоэмы, *X* — сосуды ксилемы, *P'* — трубчатые клетки внутренней флоэмы и *O* — сердцевина. Трубчатые клетки во внутренней флоэме являются такими же различными и отчетливыми, как в наружной флоэме. Сравнительно немногие из трубчатых клеток наружной флоэмы имеют перфорированные перегородки,

т. е. ситовидные трубки¹, другие клетки не перфорированы, так же как и перегородки трубчатых клеток внутренней флоэмы. Однако невозможно предположить, что для проведения возбуждения необходимо наличие непрерывной протоплазмы, поэтому я объясню в следующей главе, как передается возбуждение в нервах животного через синаптические мембраны, а в растениях — через перегородки проводящих клеток.

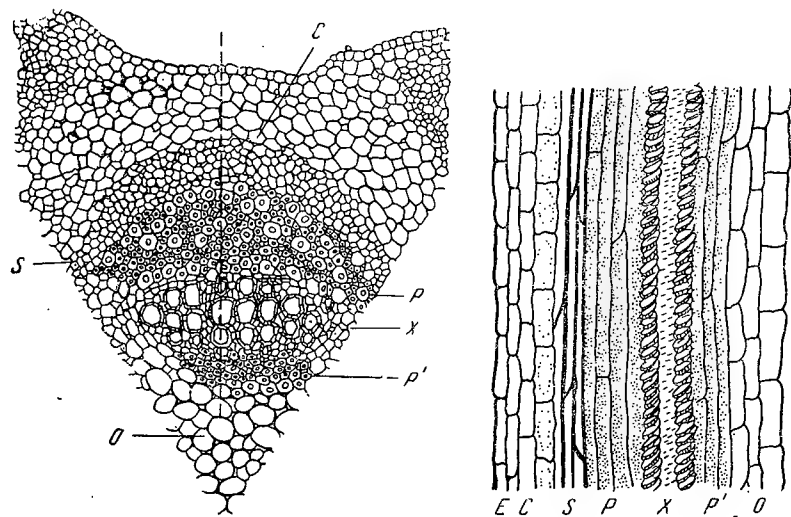


Рис. 9. Поперечный и продольный срезы одиночного сосудистого пучка

Левый рисунок — поперечный срез. Пунктирная вертикальная линия показывает путь электрического зонда. С — кора; S — склеренхима; P — наружная флоэма; X — ксилема; P' — внутренняя флоэма; O — сердцевина. Правый рисунок — продольный срез пучка. Заметны продолговатые трубчатые клетки, как во внутренней, так и в наружной флоэме (срез сделан через одну сторону пучка, а не по центру узла)

Тот факт, что внутренняя флоэма в действительности проводит возбуждение, доказан моими исследованиями по определению локализации проводящего нерва в черешке при помощи электрического зонда. Это подробно будет описано в X главе. Место прохождения зонда обозначено на рис. 9 пунктирной вертикальной линией. Как было показано, отрицательное колебание тока, вызванное передачей возбуждения, имело место только в том случае, когда зонд вступал в контакт с флоэмой. Кора, ксилема и сердцевина не дают этой характерной реакции. Было найдено, что электрическое

¹ Ситовидные трубки, по-видимому, имеют физиологическую функцию, несколько иную, чем проведение.

возбуждение проявляет два максимума: один — с внутренней, а другой — с наружной стороны ксилемы. Этот факт ведет к неожиданному открытию двух проводящих флоэмных путей и, таким образом, пучки становятся биколлатеральными.

Второй физиологический метод доказательства наличия двух проводящих флоэм основан на обнаружении двух различных возбудительных импульсов, возникающих при раздельном раздражении внутренней и наружной флоэмы, и полностью описан в XVI главе.

Я немного отклонюсь от темы, чтобы показать, что наличие двух проводящих флоэм в пучке дает удовлетворительное объяснение довольно странным результатам, полученным Пфеффером в его опытах с действием анестетика (хлороформа) на проведение в черешке. Этот метод является не только грубым, но и ненадежным по своему действию. Чрезвычайно сомнительно, что наружная обработка хлороформом может эффективно парализовать нерв внутри черешка. Однако понятно, что после продолжительной обработки небольшое количество наркотика может посредством абсорбции проникнуть к наружной флоэме; ксилема, однако, могла бы создать дополнительный барьер в проникновении наркотика к внутренней флоэме. В таком случае проведение в наружной флоэме могло бы быть парализовано, в то время как внутренняя флоэма могла бы еще функционировать в проведении возбуждения. Теперь очевидно, что поверхностный механический раздражитель дает начало возбуждающему импульсу в наружной флоэме, а глубокое ранение или разрез необходимы для начала возбуждения во внутренней флоэме. Этим, вероятно, можно объяснить наблюдение Пфеффера над тем, что возбуждение, вызванное глубоким ранением, всегда проводилось через поверхностно наркотизированный участок; однако передача возбуждения, вызванная механическим раздражителем, наложенным на поверхность, часто блокировалась при прохождении зоны, подверженной действию хлороформа. Анестетик достигал и парализовывал наружную флоэму, но не мог достичь внутренней флоэмы.

Проводящие ткани в стебле

Предположение о том, что проводящий механизм в стебле отличается от проводящего механизма в черешке, является, в общем, беспочвенным. Рис. 10 показывает круговое расположение многочисленных пучков в стебле, где каждый пучок латерально соприкасается со следующим. Сильно увеличенная микрофотография одного из пучков стебля дана на рис. 11. Различные ткани в стебле, по существу, такие же, как в черешке: С — кора, S — склеренхима, P — наружная флоэма, P' — внутренняя флоэма и O — сердцевина. В черешке рост в диаметре завершается быстро, и на срезе виден чуть заметный слой камбия, а в стебле этот слой заметен хорошо.

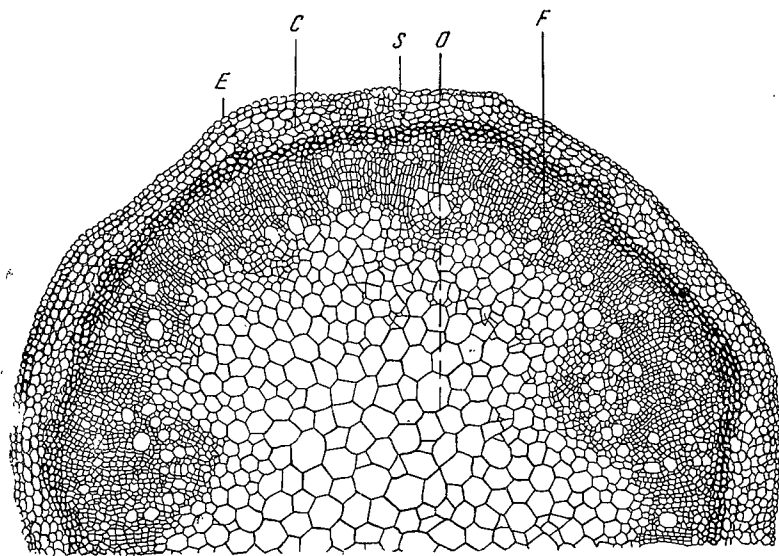


Рис. 10. Поперечный срез стебля (на рисунке показана одна половина)

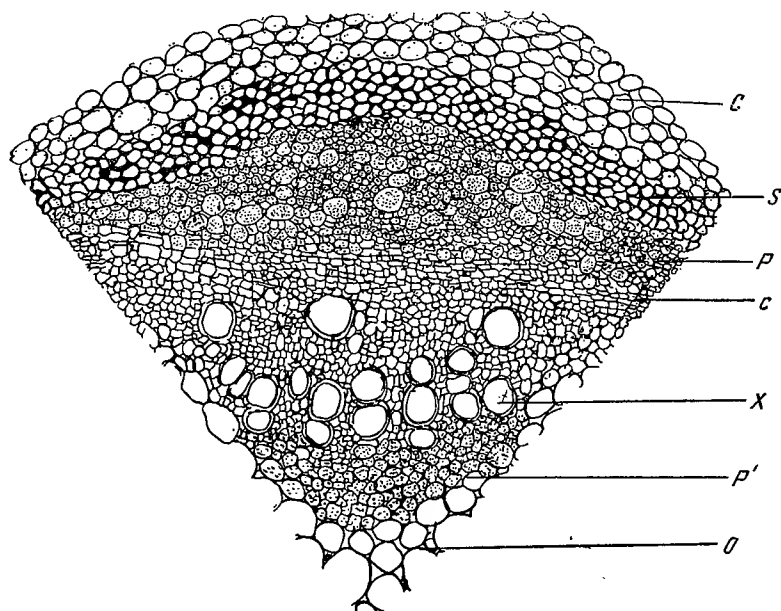


Рис. 11. Поперечный срез одиночного пучка в стебле

C — кора; S — склеренхима; P — наружная флоэма; c — слой камбия; X — ксилема;
P' — внутренняя флоэма; O — сердцевина

Нервная связь между стеблем и листьями

Существуют два противоположных главных пучка в стебле, которые дают начало очередному листу и даже серии листьев. Это ясно показано на вертикальном срезе молодого стебля в плоскости листовых пластин (рис. 12). После обработки среза гематоксилином и сафранином внутренняя и наружная флоэмы каждого пучка являются по отдельности как две фиолетовых нити. Флоэмные нити дают боковые ответвления к листьям, обеспечивая таким образом проводящую непрерывность между стеблем и листьями. Импульс, вызываемый раздражением стебля, может распространяться в центробежном направлении к листьям; с другой стороны, импульсы, возникающие в листьях, распространяются центростремительно к стеблю, а затем могут передаваться вверх и вниз по стеблю, вызывая опускание листьев. Необходимо отметить, что две основных нити проводящей флоэмы сближаются и сливаются в верхушке стебля. Наличие этой непрерывности объясняет, каким образом при умеренно сильном одностороннем раздражении восходящий импульс пересекает верхушку стебля и становится нисходящим импульсом на противоположной стороне (опыт. 3).



Рис. 12. Непрерывное проведение между стеблем и листьями

Продольный срез стебля, несущего листья с обеих сторон. Два восходящих пучка F и F' дают боковые ветви к листьям и встречаются в верхушке стебля. Двойная флоэма окрашена в фиолетовый цвет, выделяясь из общего фона. Подушечки листьев заштрихованы

Преодоление латерального блока более сильным раздражением

Уже отмечено, что непрерывность проводящей флоэмы объясняет одностороннее распространение возбуждающего импульса по двум основным проводящим пучкам. Рис. 10 показывает, что, кроме основных пучков, существуют также промежуточные пучки. Проводящая флоэма их не соединяется, а соприкасается с двумя основными пучками. Таким образом, существует «блок», или сопротивление, распространению возбуждения в латеральном направлении; следовательно, односторонний возбуждающий импульс проводится по линии наименьшего сопротивления и не пересекает стебель по горизонтали.

Опыт 18. Диффузное возбуждение при сильном раздражении. Как и в

проводящей ткани животных, сопротивление распространению возбуждения может быть преодолено приложением более сильного раздражителя. Опыты повторялись со всеми растениями, у которых одностороннее распространение возбуждения наблюдается при различных способах умеренного раздражения: полярным действием постоянного тока, царапающим раздражителем и индукционным ударом.

В данной серии опытов раздражители были соответственно увеличены по силе, в результате чего наблюдавшееся одностороннее возбуждение становилось диффузным, вызывая ответное опускание всех листьев на *обеих* сторонах стебля.

В ы в о д ы

Нервный импульс не вызывает заметных изменений в проводящей ткани. Определить его можно гальванометром по сопутствующему отрицательному колебанию электрического тока.

Определенное местоположение ткани, проводящей возбуждение в растении, было найдено при помощи электрического зонда. Проводящей тканью является флоэма.

Микроскопическое исследование показывает, что четыре основных пучка черешка отделены друг от друга. Они сходятся в подушечке и образуют почти сплошное кольцо.

Из результатов исследования электрическим методом найдено, что в растении существует две проводящих флоэмы в каждом пучке: одна наружная, другая — внутренняя по отношению к ксилеме. Поэтому пучки являются биколлатеральными.

Микроскопическое исследование подтвердило существование двух флоэм, которые окрашиваются гематоксилином в темно-фиолетовый цвет.

Трубчатые клетки, характеризующие проводящую ткань, являются основной составной частью как внутренней, так и наружной флоэм.

Анатомическая характеристика проводящей ткани в стебле такая же, как и в черешке. Здесь находятся два главных пучка, содержащих проводящую флоэму на противоположных сторонах стебля, которые тянутся вертикально вверх и вниз. Одностороннее распространение возбуждения при умеренном раздражителе вызвано этим специфическим расположением нервов.

Микроскопическое исследование показало, что нервные нити двух пучков сходятся в верхушке. Поэтому импульс, восходящий по одной стороне, может пересекать верхушку стебля и передаваться вниз по другой стороне. Анатомическое исследование показало, что в растении существует непрерывная нервная связь между стеблем и листом. Поэтому раздражение стебля дает начало центробежному импульсу, который вызывает опускание листьев и закрывание листочков. Наоборот, сильное раздражение подче-

решков дает начало центростремительному импульсу, который достигает стебля и вызывает опускание его листьев.

Кроме двух главных пучков, в стебле существуют промежуточные пучки. Между флоэмой основных и промежуточных пучков нет непрерывности, они только соприкасаются в латеральном направлении. Вследствие этого возникает блок или сопротивление, препятствующее латеральному распространению возбуждения. Однако этот блок может быть преодолен сильным раздражителем, когда возбуждение начинает распространяться во все стороны, вызывая опускание листьев на *обеих* сторонах стебля.

Глава V

ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ
ЧЕРЕЗ СИНАПТИЧЕСКУЮ МЕМБРАНУ

Существует мнение, что в организме животного отсутствует протоплазматическая непрерывность между нервными соединениями, где нейрон соединяется с нейроном, и разъединяющая мембрана известна как синапс. Эффект отсутствия непрерывности наиболее убедительно проявляется в нервно-мышечном соединении, где вмешательство концевой пластинки между нервом и мышцей вызывает действие клапана, причиной чего является прохождение возбуждения в одном направлении. Проведение является поэтому нерцепируемым. В то время как возбуждающий импульс беспрепятственно проходит от нерва к мышце, возбуждение из мышцы не проходит в нерв¹.

Можно ли подобное обстоятельство обнаружить в мимозе при соединении проводящих нервных пучков с моторным органом — листовой подушечкой? Возьмем случай с одним из этих пучков, который в центре достигает нижнего квадранта листовой подушечки, тогда как периферийный конец его лежит во вторичном подчерешке, который несет чувствительные листочки; раздражение вторичного подчерешка вызывает импульс, распространяющийся вдоль определенного проводящего пучка в черешке от периферии к центру. Импульс, проходящий через место соединения проводящей и моторной ткани, вызывает сокращение нижней части листовой подушечки, в результате чего опускается лист. Таким образом, импульс может легко пройти от проводящего нерва к сократимой ткани. Если теперь сокращающуюся ткань листовой подушечки раздражать непосредственно, будет ли возбуждение идти в обратном направлении — от возбужденной нижней половины листовой подушечки к входящему в нее нервному окончанию? Если это произойдет, то возникнет центробежный импульс,

который, достигнув вторичного подчерешка, будет вызывать последовательное закрытие его листочков.

Опыт 19. *Эффект раздражения сокращающихся клеток.* Сокращающиеся клетки листовой подушечки могут возбуждаться без раздражения входящего нерва. Для этой цели черешок помещают между двумя закрывающимися зажимами с прокладкой из мягкого хлопка. Нижняя часть листовой подушечки подвергается поверхностному царапанию булавкой. В результате листовая подушечка сокращается, что видно по опусканию листьев при небольшом ослаблении зажимов. Этим ослаблением предотвращают импульсивное опускание листьев, которое может быть вызвано диффузным возбуждением. При соблюдении предосторожностей опыты неизменно показывали, что возбуждение листовых подушечек не сопровождается закрытием листочков любого подчерешка. Следовательно, в этом случае проведение возбуждения от сокращающихся моторных клеток к нерву отсутствует. *Проведение через соединение нервной и сократительной тканей в листовой подушечке мимозы является поэтому нерцепируемым, так же как и в нервно-мышечном соединении у животного.*

Взаимное расположение синапсов у животных на пути нервного импульса также делает проведение нерцепируемым или неравноценным в двух направлениях. Два других изменения, обусловленные наличием синапса или ряда синапсов, происходят в скорости импульса.

«Если прохождение (импульса) будет слишком часто повторяться, возникает явление усталости, и в каждом синапсе увеличивается блок. Однако если раздражитель не чрезмерный и реакция вызывается не слишком часто, то эффект прохождения импульса уменьшает сопротивляемость так, что второе наложение раздражителя вызывает реакцию более легко»¹.

Упомянутые выше характерные тесты могут быть применимы для выявления наличия синапсоидальной мембраны в проводящем пути мимозы, если будет выяснено следующее: 1) является ли проведение вдоль нерва нерцепируемым; 2) вызывает ли чрезмерное возбуждение утомление; 3) вызывается ли «проторение», или облегчение, в ответ на умеренное возбуждение.

Проводящая ткань мимозы, как было показано (см. рис. 9), состоит в основном из удлиненных трубчатых клеток, поперечная перегородка которых обычно неперфорирована. Перегородка может рассматриваться как синапсоиды, если будет найдено, что при передаче возбуждения через них выявляются характерные особенности, описанные выше.

Нерцепируемое проведение

Факты показывают, что способность проведения возбуждения в растительном нерве неравноценна в двух направлениях. Это утверждение справедливо не только для *Mimosa pudica*, но также и для других чувствитель-

¹ Starling. Principles of Human Physiology, 1920, p. 305.

¹ Существует мембрана, находящаяся между нервным окончанием и соединенным с ним мышечным волокном, так же как между одним нейроном и волокном, соединяющим его с другим нейроном. Шеррингтоном эта мембрана названа синаптической. Bayliss. Principle of General physiology, p. 434.

ных растений. Интенсивность применяемого раздражителя была минимальной.

Опыт 20. *Стебель Mimosa pudica*. Интенсивность раздражителя, приложенного односторонне, постепенно возрастала, пока не стала минимально эффективной. Было найдено, что возбуждение передается вверх и не передается вниз. Таким образом, проведение от минимального раздражителя является нерцепроковым.

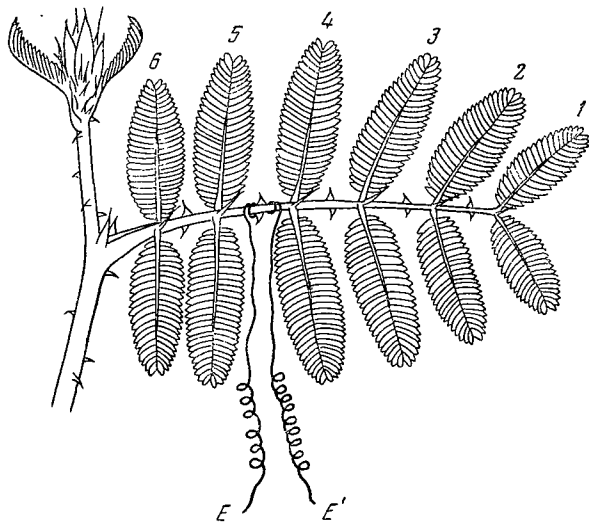


Рис. 13. Передача возбуждения при минимальном и максимальном раздражителях

Индукционный удар наносился с помощью электродов *E* и *E'*. При минимальном раздражителе возникает проведение только в центробежном направлении. При сильном раздражителе возбуждение передавалось в обе стороны; при этом скорость в центробежном направлении во много раз больше скорости в центростремительном (*M. Spagazzinii*)

Опыт 21. *Черешок Mimosa Spagazzinii*. Раздражитель равномерно чередующихся индукционных ударов был приложен ниже пары подчерешков, отмеченных номером 4 (рис. 13). Он стал минимально эффективным при интенсивности 1; передача наблюдалась только в центробежном направлении, что было видно по последовательному опусканию двух пар подчерешков 4 и 3, листочки которых тоже закрывались. Расстояние распространения импульса равнялось 37 мм, время передачи 22 сек, поэтому скорость передачи составляла 1,7 мм/сек. Передача в центростремительном направлении не наблюдалась.

Опыт 22. *Averrhoa carambola*. Два электрода для возбуждения полярным действием постоянного тока были приложены на середине черешка, несущего многочисленные чувствительные листочки. Было найдено, что приложение ЭДС в 6 в является минимально эффективным возбудителем, вызывающим импульс, который распространяется наружу, или в центробежном направлении: три пары листочков справа последовательно закрываются. Однако не наблюдается передачи внутрь, или в центростремительном направлении: листочки слева остаются невозбужденными.

Опыт 23. *Biophytum sensitivum*. Два электрода индукционной катушки были наложены на середине черешка. Вторичная катушка постепенно подвигалась к первичной, таким образом было найдено положение для минимально эффективного возбудителя. Благодаря частичному блоку в передаче импульса входящего, или центростремительного, направления возбуждающийся импульс распространялся только в центробежном направлении.

Типичные опыты, описанные выше, выполненные с разнообразными чувствительными растениями, доказывают, что проведение является нерцепроковым. Эти опыты также указывают на наличие синапсоидальных мембран, которые, действуя наподобие клапана, позволяют распространяться импульсу только в одном направлении.

Непрерывность между нерцепроковым и предпочтительным проведением

Было показано (опыт 18), что блок, или сопротивление к прохождению импульса, можно преодолеть за счет возрастания интенсивности раздражителя. Возбуждение от одностороннего раздражения умеренной интенсивности передавалось только в продольном направлении; когда возбудитель становился сильнее, оно передавалось крестообразно. Поэтому можно ожидать, что до сих пор отсутствующая передача вниз по стеблю и внутрь черешков может стать эффективной при возрастании интенсивности раздражителя. Нерцепроковое проведение будет, таким образом, постепенно превращаться в проведение обоих направлений. Даже после частичного преодоления блока клапаноподобное действие синапсоида может еще проявляться в предпочтительном проведении, когда величина скорости больше в центростремительном направлении. Эти предположения подтвердились в описанных ниже результатах, в которых интенсивность раздражителя возрастала от минимальной до субмаксимальной величины.

Стебель Mimosa pudica. Уже показано (опыт 1), что при достаточно сильном раздражении наблюдается проведение вверх и вниз. Однако скорость в верхнем направлении была больше: в то время как на передачу вверх на 37 мм затрачивалось 10 сек., на передачу вниз на 28 мм требовалось 20 сек. Скорость в первом случае была 3,7, во втором — 1,4 мм/сек. Отсюда — скорость в предпочтительном верхнем направлении была почти в 2,7 раза выше, чем в противоположном направлении.

Междоузлия внизу более старые, чем наверху, и наблюдаемое различие может быть частично обусловлено уменьшением проводимости в старых тканях. Поэтому желательнее проследить скорость в двух направлениях в самом междоузлии. В опыте 3, выполненном с высоковозбудимым растением, умеренно сильный односторонний раздражитель вызывал импульс, который сначала проводился вверх, затем переходил на противоположную сторону и распространялся вниз вдоль того же междоузлия. Большое число опытов, выполненных подобным образом, показали, что скорость распространения вверх была в 3—3,5 раза больше, чем вниз.

Синапсоидальный блок все более и более эффективно преодолевается при возрастании интенсивности раздражителя. В то время как при минимальном возбуждении проведение нерцепрокное, при субмаксимальном наблюдается частичное преодоление блока: проведение в предпочтительном направлении значительно быстрее, чем в обратном. При максимальном возбуждении преодоление блока становится более полным и две скорости имеют тенденцию стать приблизительно равными.

Опыт 24. *Черешок Mimosa Spengazzinii*. В опыте 21 минимально эффективный раздражитель вызывал опускание наружных подчерешков 4 и 3 (см. рис. 13). Интенсивность раздражителя была увеличена в 1,5 раза; это давало начало более сильному импульсу, который у этого растения вызывал опускание не только подчерешков 4 и 3, но также подчерешков 2 и 1. Возбуждение при минимальном раздражителе совсем не передалось внутрь; но при увеличении раздражителя в 1,5 раза импульс также перемещался в центростремительном направлении и вызывал опускание подчерешка 5, т. е. ниже точки приложения раздражителя, однако это наблюдается через 5 сек. после опускания самой отдаленной наружной пары подчерешков. Скорость проведения была более быстрой в центробежном направлении, чем в центростремительном.

Опыт 25. *Черешок Averrhoa*. Интенсивность раздражителя возрастала до величины, незначительно выше той, которая необходима для нерцепрного проведения. Центробежный импульс вызывал справа закрытие всех листочков, а центростремительный достигал слева только первой пары. Даже в этом случае при передаче в обоих направлениях скорость в центробежном направлении была примерно в 3 раза больше.

Опыт 26. *Biophytum*. Аналогичные результаты были получены с этим растением, которое во много раз чувствительнее, чем *Averrhoa*. Когда интенсивность возбудителя немного превышала минимальную величину, импульс передавался в обоих направлениях. Однако в то время как справа закрылись все листочки (центробежные), слева закрылись только несколько листочков (центростремительные). Еще более сильный возбудитель вызвал более эффективное проведение в обоих направлениях, но центробежная скорость была в 1,5 раза выше, чем центростремительная.

Нерцепрокное проведение и проведение в предпочтительном направлении указывают на существование в проводящих клетках синапсоидальных

мембран, через которые возбуждение передается с большей или меньшей легкостью. Их существование, как предварительно установлено, также подтверждается усталостью проведения при чрезмерном возбуждении и «проторением», или облегчением, как последствием умеренного возбуждения. Я перехожу к рассмотрению влияния чрезмерного и умеренного возбуждения на скорость проведения, которую я определял с очень высокой степенью точности автоматическим методом, полностью описанным в следующей главе.

Усталость проведения

Опыты выполнялись с черешком *Mimosa pudica*. Усталость вызывалась предварительным приложением чрезмерно сильного раздражителя. Необходимо заметить, что опыты выполнялись с сильными экземплярами растений, у которых нормальная скорость проведения была высока.

Опыт 27. У отдельных экземпляров нормальная скорость была равна 18,7 мм/сек. Чтобы наблюдать последствие чрезмерного возбуждения, конец черешка, находящегося вне точки приложения тест-стимула, был затем отрезан. После восстановления запись скорости передачи при пробном возбудителе была сделана еще раз. Найдено, что чрезмерное раневое возбуждение вызывает подавление проводящей способности; скорость уменьшается от нормальной — 18,7 — до 10,7 мм/сек.

В другом опыте нормальная скорость 30 мм/сек уменьшилась при утомлении до 19 мм/сек.

«Проторение», или облегчение

У высоковозбудимых экземпляров мимозы, как утверждалось ранее, сильное и долго продолжающееся возбуждение вызывает подавление, или усталость, в проведении. Но в менее возбудимых экземплярах последствием возбуждения является повышение способности проведения, как будто прохождение импульса устраняет какое-то сопротивление, или блок, существовавший до этого.

Опыт 28. Проводящая способность экземпляра растения была так мала, что импульс, вызванный приложением тест-стимула к черешку на расстоянии 15 мм от листовой подушечки, не передавался. Найдено, что после приложения более сильного раздражителя возбуждающий импульс эффективно передавался со значительной скоростью. После периода покоя первоначально недейственный раздражитель прикладывался вторично. Теперь обнаруживалось, что импульс передавался с гораздо большей скоростью — 25 мм/сек. Это увеличение проводящей способности начинает медленно падать, и через час скорость уменьшается до 4 мм/сек. Приложение сильного раздражителя опять вызывает повышенную способность проведения, и скорость от тест-стимула возрастает от 4 до 25 мм/сек. Проводящий путь, таким образом, расчищается возбуждением.

Опыт 29. *Черешок М. Spegazzinii*. Подобный эффект очень хорошо демонстрировался на этом объекте, который умеренно возбуждался и умеренно проводил. Раздражитель интенсивностью в 1,5 единицы от индукционной катушки, приложенный ниже подчерешка 3, оказался недостаточным для возникновения какого-либо импульса. Раздражитель интенсивностью 2 был также неэффективным, и только при интенсивности в 2,5 импульс эффективно передавался, вызывая опускание подчерешков 3,2,1 (см. рис. 13). После этого ранее неэффективный раздражитель интенсивностью в 1,5 прикладывался еще раз и оказалось, что он эффективно передавался, вызывая опускание всех подчерешков.

Выводы

Проведение возбуждения происходит при помощи трубчатых клеток флоэмы. Поперечная перегородка между двумя клетками действует как синапсоидальная мембрана.

Характеристики проведения через синапсоидальную мембрану в растении аналогичны характеристикам проведения через синаптическую мембрану животного.

Проведение является нерцепируемым в нервно-мышечном соединении. Такая же нерцепируемость наблюдается в соединении растительного нерва с сократительной тканью листовой подушечки.

При минимальных раздражителях проведение в растительном нерве нерцепируемо: возбуждение легко передается в одном направлении и не передается в другом.

При субмаксимальных раздражителях блок частично преодолевается, в результате чего наблюдается передача в обоих направлениях. Нерцепируемое проведение преобразуется в предпочтительное проведение, т. е. скорость в одном направлении больше, чем скорость в противоположном направлении.

Усталость в проведении наблюдается после чрезмерного и долго продолжающегося возбуждения.

Явление проторенного, или облегченного, проведения возникает как последствие кратковременного возбуждения. Ранее неэффективный раздражитель теперь становится эффективным. Раздражитель, таким образом, расширяет собственный проводящий путь.

Характеристики нервного проведения в растении аналогичны характеристикам нервного проведения у животного [14].

Глава VI

АВТОМАТИЧЕСКАЯ РЕГИСТРАЦИЯ СКОРОСТИ ПЕРЕДАЧИ В РАСТЕНИЯХ

Результаты качественных опытов, описанные в предыдущей главе, достаточно убедительно доказывают нервный характер передачи импульса в растениях. Но для количественного изучения необходимо найти метод определения скорости с такой же высокой степенью точности, которая достигнута в определении скорости передачи нервного импульса у животных. Для этой цели существенны два обстоятельства: 1) наличие приспособления, с помощью которого интенсивность возбуждения могла бы сохраняться постоянной или постепенно изменяться; 2) наличие автоматического регистратора, с помощью которого можно измерить интервал времени короче, чем 0,01 сек. с наибольшей степенью точности.

Количественное раздражение

Возбудительный импульс может быть вызван различными путями, например царапающим раздражителем. Перерезание черешка также очень эффективно, однако одновременно с возбуждающим импульсом здесь возникает гидромеханическое нарушение. Приложение горячего, доведенного до красного каления острия вызывает интенсивное возбуждение, которое передается на большое расстояние. Раздражение каплей соляной кислоты дает тот же эффект.

Приведенные выше способы раздражения могут служить для более или менее качественных целей. Однако они не могут быть повторены с одинаковой интенсивностью в последующих опытах, а их интенсивность не может постепенно возрастать от минимальной до максимальной величины.

Наиболее удовлетворительным способом раздражения растения для получения механического ответа [15] является электрический способ. Можно действовать электрическим ударом от индукционной катушки; эффективная сила его определяется интенсивностью удара и длительностью приложения. Последнее может очень точно регулироваться при помощи плунжера, приводимого в движение с помощью часового механизма, который

замыкает электрическую цепь первичной катушки. Плунжер погружается в глубокую чашечку со ртутью; продолжительность действия тока может регулироваться от 0,5 до 5 сек. Это достигается поднятием или опусканием чашечки со ртутью с помощью шестерни и штатива. Лучше использовать индукционный ток умеренной интенсивности, эффективность которого может возрастать с увеличением времени замыкания. При этих условиях возбудимость ткани остается неизменной в течение сравнительно длительного периода.

Резонирующий регистратор

Наиболее трудной проблемой является точное определение времени передачи импульса, о котором судят по наблюдаемому ответному опусканию листа.

Лист, прикрепленный к пишущему рычагу, может зарегистрировать свое ответное движение на движущейся пластинке; рычаг несет писчик под прямым углом к ней. Записывающая пластинка поднимается, а затем опускается: во время ее опускания создается короткое замыкание, ток проходит через первичную катушку P (рис. 14) и генерирует ток во вторичной катушке, концы которой прикладываются к черешку A на определенном расстоянии от подвижной листовой подушечки B . Точный момент возбуждения отмечается на регистраторе стрелкой. Ответ появляется не сразу, так как имеется определенный интервал во времени между приложением раздражителя и началом ответа. Этот интервал T складывается из времени t , необходимого для прохождения возбуждения вдоль определенной длины черешка, плюс время, необходимое для приведения подвижного механизма в действие, которое является латентным периодом L листовой подушечки. Для точного определения истинного времени передачи t латентный период необходимо вычесть из наблюдаемого интервала T между раздражением и ответом. Поэтому требуется применить высокочувствительный метод для измерения интервалов времени — меньший, чем 0,01 сек.

Все трудности регистрации и измерения коротких интервалов времени преодолены созданным мною резонирующим саморегистратором (рис. 15), в котором писчик не находится в постоянном контакте с регистрирующей пластинкой, а регулярно прерывисто соприкасается с ней, так что ошибка, вызванная трением, полностью снимается. Писчик, состоящий из тонкой стальной проволоки, поддерживается в центре одного полюса электромагнита, который периодически намагничивается прохождением прерывистого тока. Прерывистость создается с помощью вибрационной пружины C , период вибрации которой может быть точно подобран. Различные писчики тщательно настраиваются точно на частоту 10, 100 и 200 колебаний в секунду. Когда в приборе подобраны эти колебания, писчик включается в резонансные колебания. Теперь запись состоит из серии точек, точки наносятся, скажем, через 0,005 сек., интервал между последующими точками

в записи равен 0,005 сек. При этом нетрудно измерить $\frac{1}{5}$ расстояния между последовательными точками: такие вычисления можно проводить до тысячной доли секунды. Прерывистый контакт служит двум важным

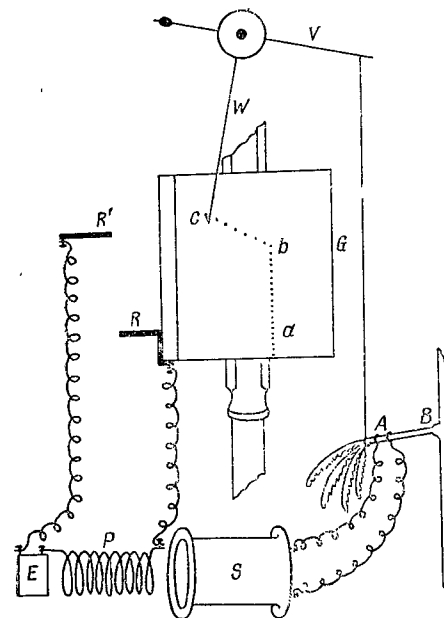


Рис. 14. Схематическое изображение саморегистратора

V — одно плечо рычага, прикрепленное к листу; W — писчик. Падающая пластинка при опускании замыкает электрический контакт R с R' , вызывая индукционный удар вторичной катушкой S . Раздражитель, приложенный в a , вызывает затем ответ в b

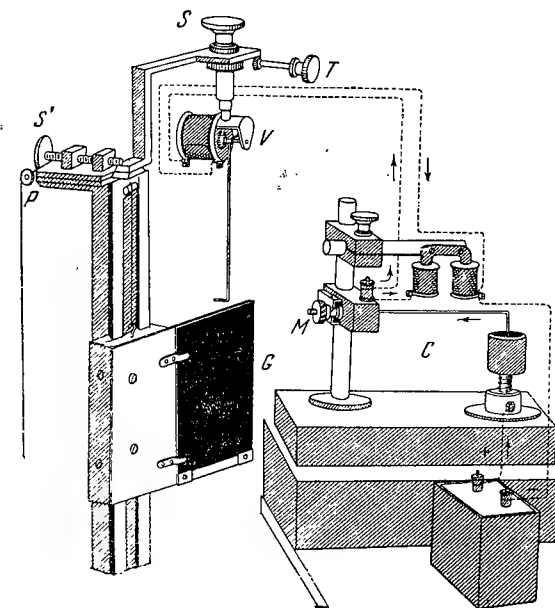


Рис. 15. Верхняя часть резонирующего саморегистратора (с фотографии)

Нитка от часов, здесь не показанных, проходит под блоком P , опуская записывающую пластинку. S' — винт для регулировки расстояния между пишущей стрелкой и пластинкой; S — винт для вертикальной регулировки; T — винт для точного регулирования проекции движения регистратора параллельно записывающей поверхности; V — ось писчика, который поддерживается перпендикулярно к центру круглого конца магнита; C — принудитель; M — микрометрический винт для регулирования длины принудителя; G — закопченная стеклянная пластинка

целям. Во-первых, он исключает все ошибки, вызванные трением. Во-вторых, дает возможность с высокой степенью точности по расстоянию измерить крайние коротких интервал времени между последовательными точками во время регистрации. Запись ответа растения, или фотограмма, является также одновременно своей собственной хронограммой.

Определение латентного периода

Рис. 16 показывает общее устройство прибора для опытов по определению латентного периода и скорости передачи возбуждения. Для прямого раздражения листовой подушечки два электрода прикрепляются соответственно к черешку и стеблю; удар проходит через заключенный между ними

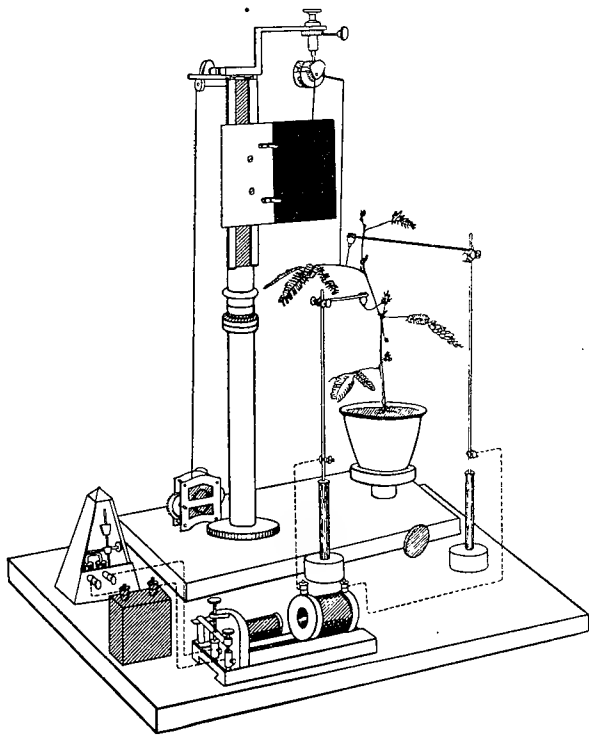


Рис. 16. Аппарат для определения латентного периода и скорости передачи возбуждения в мимозе

подвижный орган. Запись опыта по определению латентного периода представлена на рис. 17. Видно, что между приложением раздражителя и началом ответа прошло 15,2 интервала. Писчик настраивался на 200 колебаний в секунду, интервал между точками равен 0,005 сек., соответственно латентный период подушечки равен 0,076 сек.

Величина латентного периода зависит от сезона и физиологического состояния растения. Она варьирует у различных растений от 0,05 до

0,12 сек. В среднем, величина латентного периода L может быть взята равной 0,1 сек.

Опыт 30. *Эффект усталости.* Если между двумя последовательными ответами нет достаточного периода покоя, то латентный период удлиняется,

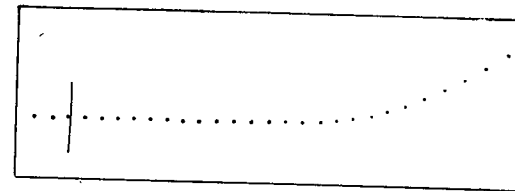


Рис. 17. Запись латентного периода мимозы при вибрации писчика 200 раз в секунду

указывая на явление усталости. В опыте нормальный латентный период, равный 0,1 сек. (рис. 18, верхняя запись), увеличивается за счет усталости до 0,14 сек. (нижняя запись). При чрезмерной усталости возбудимость подвижного органа временно исчезает.

Опыт 31. *Действие температуры.* Латентный период удлиняется при понижении и сокращается при повышении температуры. У опытного растения он был равен 0,14 сек. при 24° С; при 29° укорачивался до 0,1 сек. С повышением температуры до 33° латентный период уменьшался до 0,07 сек.

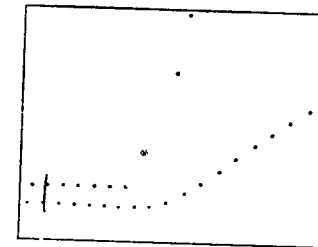


Рис. 18. Влияние утомления на удлинение латентного периода.

Верхняя запись — контроль. Нижняя запись — утомление; частота вибрации 50 раз в секунду

Определение скорости передачи

а. Обычный метод

Для определения скорости передачи от индукционного удара возбудитель прикладывался к черешку на определенном расстоянии d от отвечающей листовой подушечки. Чтобы получить истинное время передачи t , необходимо предварительно вычесть латентный период L из общего наблюдаемого времени T . Скорость передачи можно найти, если разделить расстояние на истинное время. Поэтому необходимо установить расстояние d между точкой раздражения и листовой подушечкой и общее время T между началом приложения возбудителя и началом ответа, а также латентный период L данной листовой подушечки.

Для получения записи ответа на не прямое раздражение два электрода E и E' прикладывались к черешку, причем ближайший электрод находился

на расстоянии 30 мм от листовой подушечки. После получения одной или нескольких таких записей производилась дополнительная запись ответа на прямое раздражение; эта последняя запись и дает латентный период L данной листовой подушечки.

Опыт 32. Был взят очень сильный экземпляр мимозы. Расстояние, на которое удалена точка приложения возбудителя от листовой подушечки, равнялось 30 мм; интенсивность возбудителя — 3 условным единицам (она сохранялась постоянной в последующих записях), частота вибрирующего регистратора — 10 колебаниям в секунду. Таким образом, расстояние между любыми двумя последовательными точками в записи соответствует интервалу времени в 0,1 сек. Из самой записи нетрудно подсчитать интервал, равный $\frac{1}{5}$ расстояния между соседними точками. Самая нижняя из трех записей (рис. 19) представляет результаты первого опыта. Видно, что интервал между раздражением и началом ответа равен 16,2 промежутка, причем значение каждого 0,1 сек. Общее время T поэтому — 1,62 сек. После определенного интервала времени, необходимого для полного восстановления, при тех же условиях и на той же пластинке была получена вторая запись. Минимальное время, необходимое для полного восстановления, колеблется от 15 до 20 мин., завися от состояния растения и сезона. Общее время во второй записи ответа то же, что и в предыдущей, а именно — 1,62 сек. Третья запись получена при прямом раздражении, и латентный период оказался равным 0,12 сек. Скорость передачи вычисляем из двух опытов, результаты которых идентичны:

$$t = 1,62 \text{ сек.} - 0,12 \text{ сек.} = 1,5 \text{ сек.}$$

$$V = \frac{d}{t} = \frac{30}{1,5} = 20 \text{ мм/сек}$$

б. Дифференциальный метод

Для того, чтобы довести постоянство этих результатов до еще большей точности, опыт усовершенствовали, применяя дифференциальный метод. Сначала возбудитель прикладывался на расстоянии d от отвечающей листовой подушечки, и общее время T было найдено из записи. В следующем опыте

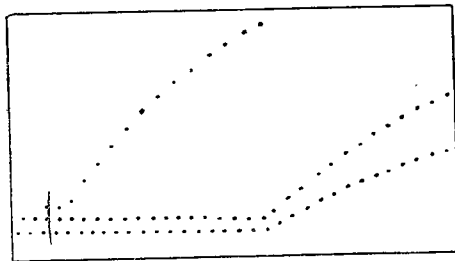


Рис. 19. Определение скорости передачи возбуждения в черешке мимозы

Две нижние записи — ответ на не прямое раздражение, нанесенное на расстоянии 30 мм; верхняя запись ответа на прямое раздражение дает латентный период. Вибрация регистратора 10 раз в секунду

расстояние до точки приложения возбудителя уменьшалось до d_1 и соответственно уменьшалось общее время T' , также найденное обычным способом. И, наконец, запись делалась при прямом раздражении для определения латентного периода L . Эти наблюдения дают три различных способа определения величины скорости передачи. В двух из них скорость получают обычным способом в зависимости от расстояния, общего времени и латентного периода. В третьем — значения L не требуется: разность $T - T'$ дает время передачи на расстояние $d - d_1$. Следовательно, три отдельных определения V_1 , V_2 и V_3 получены на одном и том же растении, а именно:

$$V_1 = \frac{d}{T - L}; \quad V_2 = \frac{d_1}{T' - L}; \quad V_3 = \frac{d - d_1}{T - T'}.$$

Строгое постоянство опытов может быть оценено степенью, с которой значения V_1 , V_2 и V_3 совпадают друг с другом.

Опыт 33. В опыте, выполненном этим путем, интенсивность приложенного возбудителя равнялась трем условным единицам. В первом опыте точка приложения возбудителя была на расстоянии 30 мм; общее время равнялось 1,9 сек. В следующем опыте расстояние было уменьшено наполовину, т. е. до 15 мм, и общее время исчислялось 1 сек. И, наконец, латентный период при прямом раздражении оказался равным 0,08 сек. (рис. 20). Таким образом,

$$V_1 = \frac{30}{1,9 - 0,08} = 16,4 \text{ мм/сек};$$

$$V_2 = \frac{15}{1 - 0,08} = 16,3 \text{ мм/сек};$$

$$V_3 = \frac{15}{1,9 - 1} = 16,6 \text{ мм/сек.}$$

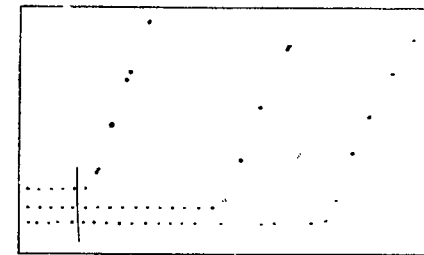


Рис. 20. Определение скорости дифференциальным методом

Записи (снизу вверх) — ответы на раздражители, приложенные на расстоянии 30, 15 мм и непосредственно. Вибрация регистратора 10 раз в секунду

Три результата, полученные из не зависящих друг от друга данных, показали чрезвычайное совпадение. Они явно свидетельствуют не только о точности метода, но также и о постоянной скорости у данного образца при постоянных внешних условиях. Скорость передачи меняется в зависимости от индивидуальных возможностей растения, температуры и сезона. Летом скорость в толстых черешках около 30 мм/сек, зимой она снижается до 5 мм/сек. Скорость нервного импульса в нерве лягушки около 27000 мм/сек, а у анодонты она уменьшается до 10. Скорость нервного импульса в толстых черешках мимозы, таким образом, в 1000 раз меньше, чем в нерве лягушки, но зато примерно в 3 раза больше, чем скорость у представителя низшего типа животных, анодонты. Вскоре я покажу, что скорость

в тонких черешках во много раз выше, чем в толстых. Скорость в стебле и подчерешке, вообще говоря, значительно меньше, чем в черешках, она составляет около 4 мм/сек.

Скорость передачи в тонких черешках

Опыт 34. Следующие результаты выявляют много интересных особенностей. Я сначала определял скорость передачи в тонких черешках, в частности у мимозы. День был очень яркий и сухой, а температура — оптимальной: +33° С (апрель). Вследствие исключительно благоприятных условий освещения и температуры скорость проведения в толстых черешках достигла 55 мм/сек.

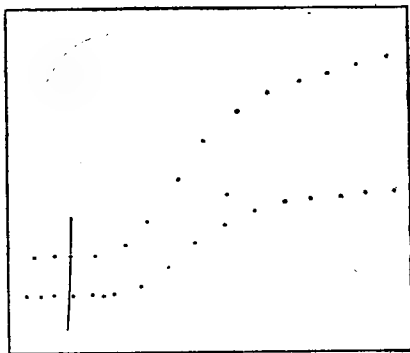


Рис. 21. Запись скорости передачи возбуждения в тонких черешках

Нижняя запись показывает общее время передачи возбуждения на 20 мм. Верхняя запись дает латентный период; частота вибрации регистратора 20 раз в секунду

В нижней части растение несет листья различного типа, черешок которых бывает крайне тонок. Я получил записи скорости передачи в тонких черешках, применяя писчик, вибрирующий 20 раз в секунду. Последовательные промежутки, таким образом, равны 0,05 сек. Нижняя кривая — запись передаваемого возбуждения: возбуждаемая точка на черешке находилась на расстоянии 22 мм от листовой подушечки. Верхняя запись дает латентный период при прямом раздражении (рис. 21). Данные для определения скорости: латентный период $L = 1,5$ промежутка; общее время между возбуждением и ответом = 2,5 промежутка; истинное время передачи на 20 мм = $2,5 - 1,5 = 1$ промежуток = 0,05 сек; скорость распространения = $\frac{20}{0,05} = 400$ мм/сек. Описанные результаты не являются исключением, так как в пяти других определениях найденная скорость распространения в тонких черешках была более высокой, чем в толстых. Величина скорости колеблется в различных образцах от 400 до 120 мм/сек. Средняя скорость в тонких черешках приблизительно в 9 раз больше, чем в толстых. Объяснение различной скорости в тонких и толстых черешках будет дано позднее (смотрите гл. XVI).

Последствие раздражения на передачу

Отмечено замечательное явление увеличения скорости передачи, которое является последствием раздражения. Так, раздражитель, приложенный в первый раз, дает начало импульсу, который передается с малой

скоростью. Последующее возбуждение повышает скорость до тех пор, пока не будет достигнута оптимальная величина, которая остается постоянной в течение значительного промежутка времени. Это *устойчивое состояние*, и влияние внешнего воздействия на проведение может изучаться только после достижения такого состояния. Усиление проводящей способности предварительным возбуждением служит доказательством наличия синапсодальной мембраны в проводящей ткани, сопротивление которой временно преодолено действием раздражителя.

Влияние тонического состояния на проведение

Обнаружено, что различные виды мимоз обладают различным состоянием физиологической активности. Одни находятся в оптимальном состоянии, другие — в неблагоприятном, субтоническом. Скорость у первых относительно высока, в то время как у последних она низка. Последствие интенсивного возбуждения диаметрально противоположно в этих двух случаях, что будет видно из следующих опытов.

Опыт 35. *Последствие интенсивного возбуждения на нормальное растение.* Запись 1 на рис. 22 обнаруживает время передачи в черешке длиной 15 мм; найденная скорость равнялась 18,7 мм/сек. Затем кончик черешка вдаль от точки приложения тест-стимула перерезался и скорость передачи регистрировалась еще раз. Запись 2 показывает, что чрезмерное возбуждение, вызванное перерезкой, вызывает подавление проводящей способности: скорость уменьшается до 10,7 мм/сек. Таким образом, чрезмерное возбуждение нормального растения временно подавляет проводящую способность.

Опыт 36. *Последствие интенсивного возбуждения у субтонического растения.* Я сейчас опишу эксперимент для того, чтобы показать, что идентичный агент из-за различия тонического состояния ткани вызывает диаметрально противоположный эффект. Я брал экземпляр в субтоническом состоянии, в котором проводимость ткани была настолько низка, что тест-стимул, приложенный на расстоянии 15 мм, недостаточен для возникновения импульса. Кончик черешка на расстоянии 1 см от точки приложения тест-стимула перерезался. Было найдено, что последствие такого повреждения увеличивает проводящую способность и что возбуждение, первоначально задержанное, теперь эффективно передавалось, и ско-

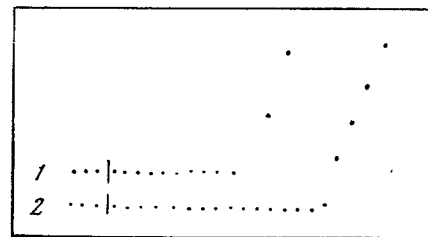


Рис. 22. Последствие интенсивного раздражения, выражающееся в подавлении скорости проведения в нормальном образце
1 — запись до повреждения; 2 — запись после повреждения (интервал между точками 0,1 сек)

рость его стала равной 25 мм/сек. Это увеличение проводящей способности начинает медленно уменьшаться, и через полчаса скорость падает до 4,1 мм/сек. Если кончик черешка еще раз перерезать, то эффект повреждения снова выразится в увеличении проводимости: скорость передачи возвращается к 25 мм/сек.

Выводы

Латентный период листовой подушечки может быть определен с большой точностью при помощи резонирующего регистратора, который дает возможность оценить интервал времени, столь короткий, как 0,001 сек.

Нижний предел латентного периода листовой подушечки мимозы 0,06 сек. Среднее значение латентного периода около 0,1 сек.

Усталость удлиняет латентный период.

С увеличением температуры латентный период укорачивается в определенных пределах.

При применении раздражителя постоянной интенсивности и соблюдении необходимых интервалов для отдыха полученные значения скорости передачи постоянны.

Сходные результаты получаются при применении дифференциального метода.

В толстых черешках скорость передачи летом около 30 мм/сек, в то время как в тонких она может достигать 400 мм/сек.

Величина скорости распространения возбуждения в черешке мимозы является промежуточной между скоростью нервного импульса у высших и низших животных.

Скорость в стебле и в подчерешках мимозы намного меньше, чем в черешках.

Тоническое состояние ткани оказывает влияние на ее проводимость и вызывает ее изменения. В ткани в оптимальном состоянии скорость высокая и чрезмерное раздражение вызывает временное подавление проводящей способности. В субтонической ткани скорость проведения низка, а последствие интенсивного раздражения увеличивает скорость проведения. Таким образом, раздражитель расчищает проводящий путь.

Глава VII

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ИЗМЕНЕНИЙ НА СКОРОСТЬ ПЕРЕДАЧИ

Как было показано, скорость передачи остается постоянной при неизменных внешних условиях. Теперь опишем влияние внешних изменений на возникновение отклонений скорости передачи в растениях. Для этой цели необходимо получить две последовательные записи: одну при нормальных условиях, а другую при измененных. Разница в записях покажет влияние изменения условий на скорость передачи.

Влияние обезвоживания

Опыт 37. Влияние применения глицерина. Известно, что обезвоживание, вообще говоря, повышает возбудимость нерва животного. Так как глицерин, поглощая воду, вызывает частичное обезвоживание, попытаемся описать его действие на проведение возбуждения в черешке мимозы. Увеличение проводящей способности может проявляться двумя путями: возрастанием скорости передачи или повышением интенсивности передаваемого возбуждения, которое могло бы быть выражено большей амплитудой ответа подвижного индикатора. На рис. 23 дано две записи: одна до, а другая после приложения глицерина на часть черешка, через который передавалось возбуждение. Запись времени демонстрирует повышение скорости передачи после применения глицерина. Возрастание интенсивности передачи возбуждения выражается увеличением амплитуды ответа, что показано более вертикальной кривой верхней записи.

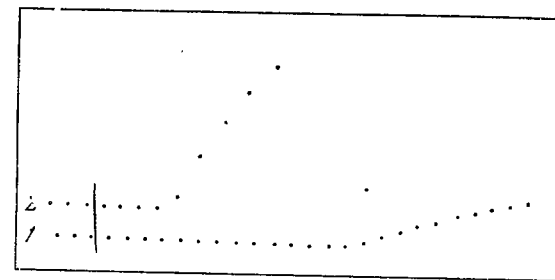


Рис. 23. Действие глицерина на увеличение скорости и интенсивности передаваемого возбуждения (2). Раздражитель наносился у вертикальной линии. Последовательные точки в записи расположены на расстоянии 0,1 сек; 1 — нормальный ответ

Запись времени демонстрирует повышение скорости передачи после применения глицерина. Возрастание интенсивности передачи возбуждения выражается увеличением амплитуды ответа, что показано более вертикальной кривой верхней записи.

Действие различной температуры

В нерве животного скорость передачи возбуждения возрастает при повышении температуры. Наоборот, при понижении температуры скорость падает и совершенно блокируется, когда температура достаточно низка. Я покажу, что подобный эффект бывает при проведении возбуждательного импульса в мимозе.

Опыт 38. Растение помещалось в термическую камеру, в которой повышение температуры могло регулироваться соответствующим электрическим приспособлением. На рис. 24 показана запись времени передачи возбужде-

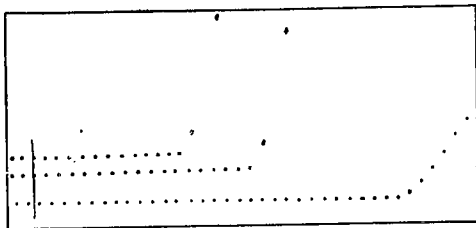


Рис. 24. Действие температуры на увеличение скорости передачи

Три записи (снизу вверх) — соответственно при температуре 22°, 28° и 31°

ния при температурах 22, 28 и 31° С. Опыты проводились зимой в Калькутте, когда температура в комнате была 22° и скорость передачи сравнительно низка из-за неблагоприятного сезона. Максимальное раздражение прикладывалось на расстоянии 10 мм от реагирующей листовой подушечки. Самая нижняя кривая дает время передачи при температуре 22°, средняя запись — при 28° и верхняя — при 31°. Записи совершенно ясно показывают, что скорость непрерывно возрастает при повышении температуры. Общее время (включая латентный период) при 22° равнялось 2,94 сек.; при 28° — 1,69 сек. и при 31° укорачивалось до 1,2 сек. В предыдущем опыте определялось изменение латентного периода в зависимости от изменения температуры: при 23° он был равен 0,165 сек., при 28° — 0,12 сек. и при 33° уменьшался до 0,065 сек. Эти изменения очень невелики по сравнению с общим периодом передачи. После того как были сделаны небольшие поправки на изменение в латентном периоде, скорость передачи при 22° С стала 3,6 мм/сек, при 28° — 6,3 мм/сек и при 31° — 9 мм/сек. Результаты других многочисленных опытов показывают, что скорость всегда возрастала с повышением температуры.

Физиологический блок

Передача может быть остановлена обработкой проводящих тканей различными способами, т. е. может быть вызван физиологический блок. Используемый метод показан на рис. 25. В точке E прикладывается электрическое раздражение, а в точке В, на пути проведения, — различные блокирующие агенты.

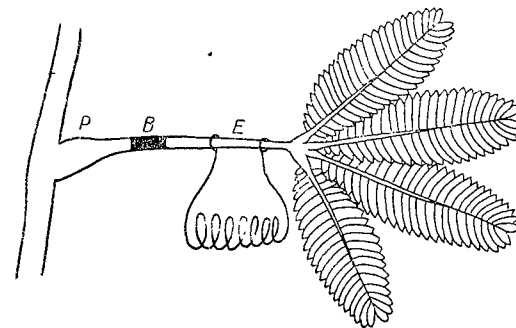


Рис. 25. Различные физиологические блоки, введенные в участке В на пути проведения

Блок при местном охлаждении

Повышение проводящей способности с увеличением температуры было продемонстрировано в только что описанном опыте. Наоборот, проводимость падает с понижением температуры, и это влияние может быть настолько сильным, что может вызвать задержку проведения. При работе с объектом настоящего исследования по определению влияния холода на проводимость были соблюдены особые предосторожности с тем, чтобы понижающаяся температура никаким другим путем не смогла повлиять ни на рецептивную возбудимость раздражаемой точки, ни на двигательную возбудимость отвечающей листовой подушечки. Для этого холод накладывался локально в центре черешка. Опыт проводился летом; растение было умеренно чувствительным. Полоска полотна шириной в 10 мм оборачивалась вокруг черешка посередине, между раздражаемой точкой и листовой подушечкой; местное понижение температуры производилось охлажденной водой. Чрезмерное понижение достигалось помещением на участок полотна тающего льда. Применяемый раздражитель был максимальным.

Опыт 39. Последовательные записи производились с интервалом в 20 мин. Этого времени было достаточно для полного восстановления от предшествующего возбуждения. Запись 1 дает интервал времени между раздражителем и ответом при нормальных условиях (рис. 26). На этой записи имеется 20,5 точек, интервал между которыми соответствует 0,1 сек. Латентный период — 1,5 сек. Таким образом, истинное время передачи на расстояние 30 мм — 1,9 сек. Время передачи на 10 мм, следовательно, равно 0,63 сек.

Следующая запись была сделана при умеренном понижении температуры холодной водой на участке черешка в 10 мм. Охлаждение должно наступать непосредственно после предшествующего ответного опускания листьев. Этого времени достаточно не только для местного охлаждения че-

решка, но также и для прекращения возбуждательного сокращения листовой подушечки, вызванного внезапным приложением холодной воды к черешку. Во время местного охлаждения черешка лист выпрямляется и полностью восстанавливает свою чувствительность ко времени приложения следующего возбудителя. Запись 2 демонстрирует влияние умеренного охлаждения.

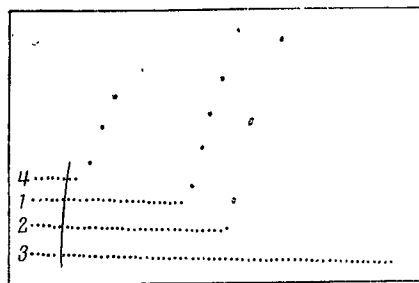


Рис. 26. Действие холода на замедление и задержку передачи

1 — нормальная запись; 2 — замедление, возникшее от слабого охлаждения; 3 — задержка проведения, вызванная интенсивным охлаждением; 4 — запись прямого раздражения

гана листовой подушечки, запись 4 была сделана при прямом раздражении. Она показывает, что возбудимость подвижного органа остается без изменений. Таким образом ясно, что возбуждательный импульс задерживался физиологическим подавлением проводимости, вызванным местным влиянием холода.

Паралич проводимости и восстановление ее тетанизирующим ударом

Опыт 40. В связи с этой темой переходим к интересному явлению паралича проводимости как последствию интенсивного охлаждения. После получения записи блока при местном охлаждении кусочка льда удалялись и охлажденный участок черешка в течение 20 мин. возвращался к комнатной температуре. Однако после этого при записи проведенного эффекта возбуждения было найдено, что блок еще действовал. Таким образом, у ткани, приведенной в оцепенение, проводящая способность парализовалась на период, который обычно продолжается около 45 мин. Однако нами обнаружен значительный факт: утраченная проводимость может быть быстро восстановлена действием на парализованный участок черешка тетанизирующих электрических ударов.

Электротонический блок

В предыдущей главе уже было описано действие электротонического блока на задержку проведения (см. рис. 7). Показано, что при включении и выключении электротонического тока проводимое возбуждение может попеременно задерживаться и снова восстанавливаться без особых трудностей. Эти характерные эффекты были отражены в записях механического ответа листа.

Теперь опишем различные методы, демонстрирующие изменение проводимости, вызванные электротоническим блоком; записи делались на быстродвижущейся пластинке.

Опыт 41. Максимальный возбудитель накладывался на черешок на расстоянии 30 мм от листовой подушечки. В середине между точкой возбуждения и листовой подушечкой помещались два поляризующих электрода на расстоянии 5 мм друг от друга, через которые проходил постоянный ток, вызывая электротонический блок. Первая и самая верхняя из трех записей (рис. 27) сделана без блока: скорость передачи равнялась 29 мм/сек. Затем вводился блокирующий ток. Чтобы предотвратить возбуждение, вызываемое быстрым включением или выключением тока, блокирующий ток, имеющий ЭДС в 2 в, постепенно включался и выключался специально приспособленным реохордом. Во время прохождения блокирующего тока индукционным ударом прикладывался тест-стимул, так же как в первой записи этого опыта. Самая нижняя запись показывает, что ответа не было — передача возбуждения эффективно блокировалась. Чтобы показать, что блок действует только во время прохождения тока, последний постепенно сводился к нулю, при вновь повторенном раздражении блок не действовал (средняя запись) и возбуждение передавалось практически с той же скоростью, что и в начале опыта. Слабое возрастание в скорости, возможно, обусловлено облегчением, вызванным предыдущим раздражением.

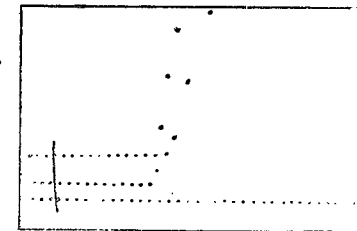


Рис. 27. Запись электротонического блока

Верхняя запись — контроль; нижняя запись показывает блок передач; средняя — восстановление проводимости при удалении блока

Блок, вызванный местным применением яда

Выше уже говорилось о неубедительном опыте Пфеффера с наркотизацией. Неэффективность блока, как уже объяснялось, могла зависеть от толщины черешка, препятствующей свободному проникновению наркотика внутрь к проводящим элементам. Мы нашли, что физиологический блок,

вызванный наркотиком, может быть более действенным при применении сильных токсичных веществ (медный купорос или цианистый калий). Целесообразно пользоваться сильными ядами, так как при всасывании даже небольшого количества яда можно испытать подавление, доходящее до полного прекращения проведения. Применение хлороформа невыгодно, поскольку его пары улетучиваются, в результате чего приостанавливается его всасывание. Кроме того, распространяющиеся испарения делают подвижный орган нечувствительным. Эти неблагоприятные моменты устраняются применением таких нелетучих ядов, как раствор медного купороса или цианистого калия, которые при местном применении действуют на проводимость черешка, не изменяя двигательной чувствительности листовой подушечки. Растворы ядов наносились на полоску материи шириной 10 мм, обернутую вокруг черешка, посередине между точкой возбуждения и листовой подушечкой.

Я теперь опишу опыты с действием ядов, примененных на узком участке черешка мимозы. Последовательные записи времени передачи импульса были сделаны с интервалом в 20 мин. до и после действия яда на промежуточный участок черешка. Эффективный возбудитель индукционного удара интенсивностью в 2 единицы наносился на черешок на расстоянии 30 мм от подушечки. Первая запись этой серии дает скорость нормального проведения; вторая и последующие — показывают прогрессирующее действие токсического вещества.

Опыт 42. *Раствор медного купороса.* Запись нормы 1 на рис. 28 показывает ответ, в котором имеется 27 интервалов после приложения возбудителя; интервал между последовательными точками 0,1 сек., общее время — 2,7 сек. Вычитая латентный период, составляющий 0,15 сек., получаем истинное время проведения импульса на расстояние 30 мм, которое равно 2,5 сек. Время передачи импульса на расстояние в 10 мм составляет 0,83 сек.

Запись 2 показывает влияние применения раствора медного купороса в течение 20 мин. на участке черешка шириной 10 мм. Можно отметить, что время передачи увеличивается на десять интервалов, т. е. на 1 сек. Таким образом видно, что при локальном действии яда в течение 20 мин. время передачи на расстояние в 10 мм возрастает от 0,83 до 1,83 сек. Таким образом, при поглощении небольшого количества яда проводимость сократилась более чем на 50%.

Запись 3 сделана при применении яда в течение следующих 20 мин. Как видно, передача возбуждения полностью блокируется медным купоросом в течение 40 мин. Для доказательства того, что отсутствие ответа является не следствием подавления двигательной возбудимости листовой подушечки, а результатом блока проводимости в черешке, запись 4 сделана при прямом раздражении. Она показывает, что двигательная возбудимость листа осталась неповрежденной.

Опыт 43. *Раствор хлорной ртути.* Чтобы показать действие раствора хлорной ртути, была сделана серия записей. Проводимость полностью по-

давлилась при применении этого яда в течение 10 мин. Полученные записи аналогичны представленным на рис. 28.

Опыт 44. *Раствор цианистого калия.* Мною получена серия записей, показывающая влияние концентрированного раствора цианистого калия (рис. 29). Запись 1 дает нормальное время передачи импульса. Запись 2 сделана, как и раньше, после 20-минутного интервала, необходимого для

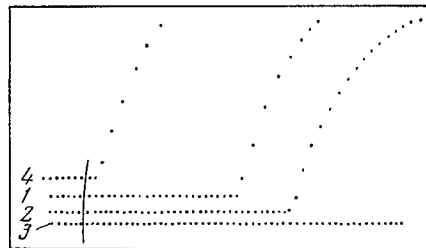


Рис. 28. Действие раствора медного купороса на замедление и окончательную задержку проведения

1 — нормальная запись; 2 — замедление, вызванное 20-минутным применением; 3 — замедление, вызванное 40-минутным применением; 4 — запись прямого раздражения

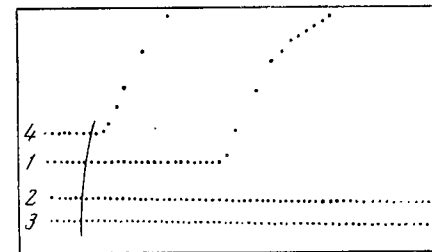


Рис. 29. Потеря проводимости при действии цианистого калия

1 — нормальная запись; 2 — задержка проведения после применения в течение 5 мин.; 3 — запись, показывающая задержку импульса даже при сильном раздражении; 4 — запись прямого раздражения

восстановления. Раствор яда, однако, применялся через 15 мин. после предшествующей записи. Следовательно, вторая запись показывает действие цианистого калия в течение только 5 мин. Влияние этого яда на проводимость черешка мимозы настолько сильное, что даже при таком коротком сроке применения передача возбуждения, вызванная максимальным возбудителем в 2 единицы, была полностью блокирована. Запись 3 получена при повышении интенсивности возбудителя до 15 единиц за счет приближения второй катушки к первичной. Но даже при этом интенсивном возбуждении проведение задерживалось. Запись 4 была получена при прямом раздражении. Ответ показал, что подвижность подушечки не подверглась изменению. Таким образом ясно, что отсутствие ответа при непрямом раздражении вызвано исключительно подавлением проводимости под влиянием яда.

Выводы

Повышение температуры в допустимых пределах увеличивает скорость передачи возбуждения у мимозы. И наоборот, понижение температуры уменьшает эту скорость.

Передачу возбуждения в проводящей ткани можно задержать наложением физиологического блока.

При очень низкой температуре способность проведения парализуется. Состояние паралича остается в течение некоторого времени и после восстановления нормальной температуры, но его можно быстро снять тетаническими индукционными ударами.

Проведение тормозится при наложении электротонического блока. При выключении блокирующего тока нормальная скорость проведения восстанавливается.

Нанесение яда между точкой раздражения и листовой подушечкой сначала понижает скорость проведения, а затем завершается полной потерей проводимости на отравленном участке.

Время, необходимое для этого, зависит от токсичности применяемых веществ. Потеря проводимости при нанесении цианистого калия происходит быстрее, чем при действии медного купороса.

Глава VIII

ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ И ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ ИМПУЛЬСЫ ПРИ НЕПРЯМОМ РАЗДРАЖЕНИИ

Когда раздражитель прикладывается прямо к листовой подушечке мимозы, лист почти мгновенно опускается. Латентный период, т. е. интервал между приложением раздражителя и следуемым ответом, равен приблизительно 0,1 сек. Непрямое раздражение, т. е. приложение раздражителя на некотором расстоянии от подушечки, также вызывает опускание листа, но более продолжительный интервал отделяет момент действия раздражителя от ответа, так как в этом случае требуется определенное время для передачи возникшего импульса по имеющей препятствие проводящей ткани.

Проводимость сильно отличается в различных растениях и в их органах. Как уже было показано, в тонких черешках мимозы скорость достигала 400 мм/сек. Скорость в стебле в продольном направлении значительно меньше — около 5 мм/сек, а проведение поперек стебля — еще более медленный процесс. Я уже показывал ранее, что необходим более сильный раздражитель или более продолжительное его воздействие для того, чтобы преодолеть сопротивление, возникающее при прохождении возбуждения в поперечном направлении (опыт 18). Скорость проведения в других растениях значительно ниже. В черешке *Averrhoa* скорость в продольном направлении равна 1 мм/сек.

Механический ответ при изменении тургора

Механизм движения листа в основном зависит от изменения тургора в листовой подушечке. Следующие опыты демонстрируют характерные движения, вызываемые изменением тургора подвижного органа.

Опыт 45. *Влияние повышения тургора.* Молодое растение мимозы осторожно выкапывалось из земли и помещалось с землей, приставшей к корням, в полотняный мешок. Растение было прочно закреплено зажимами, и один из листьев присоединялся к регистратору. Растение не получало воды в течение дня, в результате чего наблюдалась общая потеря тургора во всем

растении. Затем корни смачивались при опускании их в сосуд с водой. Поглощение воды привело к повышению тургора листовой подушечки и вызвало выпрямительное движение листа растения. Расстояние между погруженной частью и листом 20 мм, движение листа вверх начиналось через 10 сек. после опускания корней в воду.

Опыт 46. *Влияние снижения тургора.* Пока лист находился в процессе выпрямления, вода, смачивающая корни, заменялась раствором KNO_3 . Плазмолитическое обезвоживание вызвало снижение тургора, что проявилось в ответном *опускании* листа в пределах 40 сек. (рис. 30).

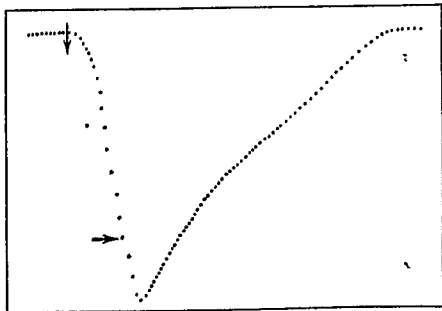


Рис. 30. Ответ листовой подушечки *Mimosa pudica* на изменения тургора

Повышенный тургор при обработке водой в точке, отмеченной вертикальной стрелкой, вызвал выпрямительное движение. Снижение тургора при обработке раствором KNO_3 в точке, отмеченной горизонтальной стрелкой, вызывает опускание листа через 80 сек. Интервал между последовательными точками — 5 сек. (кривая, идущая вниз, представляет движение листа вверх и наоборот)

ложенный к хорошо проводимому черешку мимозы, дает начало импульсу, который быстро достигает листовой подушечки и подобно прямому раздражению вызывает опускание листа. Поскольку этот возбуждающий импульс вызывает отрицательный ответ, он может характеризоваться как отрицательный. Однако когда умеренный раздражитель приложен к менее активно проводящей ткани, — такой, как полупроводимый черешок аверхоа, и на значительном расстоянии от листочков, то импульс, передаваемый от точки раздражения, достигая листочков, вызывает их выпрямительное движение. Таким образом, ответ здесь не отрицательный, а *положительный* и возникающий импульс можно характеризовать как *положительный*. Но когда расстояние передачи уменьшается, ответ становится не единичным, а двойным: выпрямительное, или положительное, движение сопровождается опусканием, или отрицательным движением.

Двойственный характер передаваемого импульса

Прямое раздражение вызывает внезапное уменьшение тургора, в результате чего лист быстро опускается. Сильный непрямой раздражитель, при-

Я здесь детально разбираю типичный опыт, выполненный с *Averrhoa carambola*, который четко выявляет характерные действия непрямого раздражения.

Опыт 47. Раздражение электрическим ударом, приложенное в точку на длинном черешке аверхоа, вызывает последовательное опускание пар листочков. В описываемом эксперименте один из листочков прикрепляется к регистратору, увеличивающему в 30 раз. Возбудитель электрического удара прикладывался на расстоянии 50 мм от листочка. Последовательные точки в записи расположены с интервалом в 1 сек. (рис. 31). Запись показывает, что идентичный раздражитель вызывает два ответа отдаленного листочка: за положительным после значительного интервала следует отрицательный. Положительный, или выпрямительный, ответ возникал через 1,5 сек. после раздражения и полностью восстанавливался через 16 сек. После дальнейшей 26-секундной задержки, в течение которой отвечающие листочки остались неподвижными, возникал нормальный отрицательный ответ, имеющий место при возбуждательном опускании листочков. Эти характерные результаты приводят к заключению, что не прямое раздражение дает начало двум импульсам, которые передаются с различными скоростями. Движение в ответ на положительный импульс медленное, тогда как на отрицательный — очень резкое, почти «взрывное», что видно на записи по последовательным, относительно отдаленным друг от друга точкам. Что касается скорости передачи, то соотношение противоположное: положительный импульс распространяется быстрее. В данном случае скорость возбуждающего *отрицательного* импульса была 1,1 мм/сек, тогда как для *положительного* импульса она была 33 мм/сек.

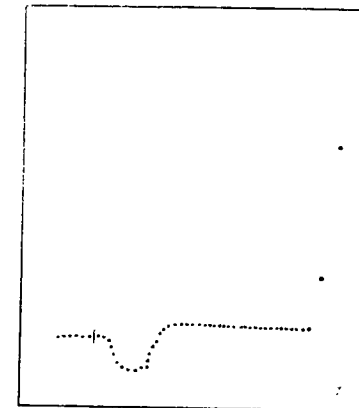


Рис. 31. Двойной ответ при не прямом раздражении

Положительный выпрямительный ответ представлен кривой, идущей вниз; более интенсивный отрицательный ответ опускания показан кривой, идущей вверх (аверхоа). Интервал между точками — 1 сек. Раздражение показано короткой вертикальной линией

Влияние расстояния на передачу импульса

В последнем опыте раздражитель был приложен на небольшом расстоянии — 50 мм. На большем же расстоянии наблюдался только положительный ответ; объясняется это тем, что в ткани, проводящая способность которой невелика, возбуждающий (отрицательный) импульс ослаблен при передаче на большое расстояние, тогда как положительный импульс не ослаб-

ляется при передаче на то же расстояние. Отрицательный импульс, таким образом, может не достигнуть отвечающего органа, а положительный достигнет его; в этом случае раздражитель, приложенный на большом расстоянии, вызывает только положительный ответ. Когда, однако, расстояние передачи уменьшается, результат получается другой: отрицательный импульс догоняет положительный и так как он более интенсивен, то слабый положительный ответ будет маскироваться отрицательным. Раздельное выявление двух ответов возможно только тогда, когда отрицательный импульс достаточно отстает от положительного. Отставание это возрастает с увеличением расстояния передачи и уменьшается с уменьшением его. Приложение раздражителя вблизи отвечающего органа дает начало только отрицательному ответу, который маскирует положительный.

Из сказанного ясно, что положительный ответ возникает тогда, когда передающая ткань является полупроводящей, а раздражитель слабым. Таким образом, легче выявить положительный ответ со слабо проводящим черешком аверхоа, чем с лучше проводящим черешком мимозы. Однако при соответствующих условиях можно получить положительный ответ и у мимозы — у стебля как в продольном, так и в поперечном направлениях. Скорость продольной передачи в стебле во много раз меньше, чем в черешке, поэтому при достаточно слабом раздражителе можно получить только положительный ответ, при более сильном — отрицательный. Необходимо помнить, что предыдущее раздражение увеличивает проводимость, поэтому неэффективное проведение постепенно становится эффективным. Таким образом, ответ может стать двухфазным, т. е. за положительным следует отрицательный (опыт 48)¹.

Как уже было показано, проводимость стебля в поперечном направлении очень мала. Поэтому положительный и двухфазный ответы можно легко получить, если проведение импульса является поперечным (опыт 49).

Положительный импульс в стебле мимозы. Продольная передача

Опыт 48. Тест-стимул прикладывался к стеблю на расстоянии 10 мм ниже отвечающего листа. Интенсивность раздражителя в трех последовательных сериях опыта возрастала от 1 до 5, а затем до 8 единиц. Первая, самая нижняя, запись этой серии (рис. 32) была сделана при интенсивности раздражителя в 1 единицу. При этом относительно слабом раздражителе положительный, или выпрямительный, ответ, показывающий повышение тургора в листовой подушечке, был вызван через 0,7 сек. после раздражения. Отрицательный ответ здесь не наблюдался. После обычного интервала в 20 мин. производилась следующая, или средняя, запись при более сильном раздра-

¹ Plant Response, p. 535; Comparative Electro—Physiology, p. 64; Irritability of Plants, p. 196.

жителе в 5 единиц. Ответ был двухфазным: за положительным ответом следовал отрицательный. Положительный ответ возникал через 0,6, а отрицательный — через 9,4 сек. после приложения раздражителя. Наконец, когда интенсивность раздражителя равнялась 8 единицам, положительный ответ

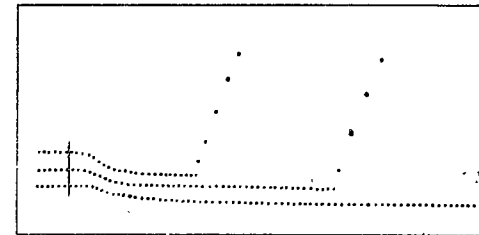


Рис. 32. Влияние интенсивности раздражителя на ответ (мимоза)

Самая нижняя запись — при интенсивности раздражителя в 1 единицу — ответ положительный; средняя запись при интенсивности в 5 единиц — ответ двухфазный, верхняя запись при интенсивности в 8 единиц — ответ двухфазный с укороченным интервалом. Частота вибрации 5 раз в секунду

возникал через такой же промежуток времени, как раньше, а отрицательный появлялся быстрее, чем в предыдущем случае: интервал сокращался до 4,6 вместо 9,4 сек.

Положительный импульс в черешке мимозы

Опыт 49. Я получил положительный ответ от передаваемого импульса даже у высокопроводящих черешков. Раздражитель в этом случае значительно уменьшался. Трудность обнаружения положительного ответа заключается в его небольшой амплитуде. Этот недостаток полностью устраняется путем применения нашего оптического рычага («Plant response...», стр. 5), который увеличивает ответное движение листа более чем в тысячу раз¹. Оптический рычаг имеет большие преимущества при измерении: вес рычага мал, и он практически не имеет трения. Когда субминимальный раздражитель прикладывался к подчерешку листа, обнаруживалось, что передаваемый импульс вызывает выпрямительный ответ листа, продемонстрированный движением вверх отраженного пятна света приблизительно на 15 см. Более сильный раздражитель вызывает короткий положительный ответ и следующий за ним очень быстрый и сильный отрицательный ответ.

Интересный результат получен при последовательном приложении субминимальных раздражителей. Первые ответы были положительными, но

вследствие облегчения, вызванного раздражением, проводимость постепенно увеличивалась. Следовательно, при последовательном приложении субминимального раздражителя ответ постепенно преобразуется в отрицательный через промежуточный двухфазный ответ.

Когда растение находится в субтоническом состоянии, положительный импульс в черешке можно наблюдать легче, чем когда оно находится в нормальном состоянии.

Положительный импульс в стебле мимозы. Поперечная передача

Опыт 50. Тонкий стебель мимозы поддерживался в вертикальном состоянии при помощи зажима. Узкий луч света от небольшой дуговой лампы направляется в точку, расположенную напротив движущегося листа, который служил индикатором положительного или отрицательного импульса, передаваемого поперек стебля. Лист прикреплялся к пишущему рычагу; интервалы между последовательными точками — 10 сек. Раздражение светом

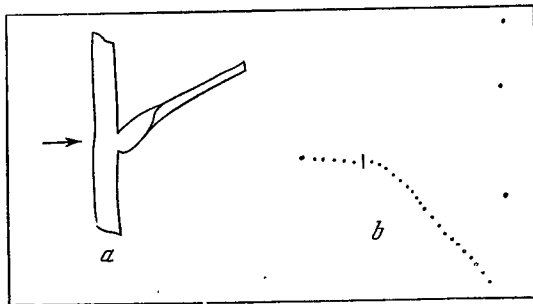


Рис. 33. Выпрямление листа мимозы, вызванное непрямым раздражением

a — схема опыта — точка приложения раздражителя показана стрелкой; *b* — выпрямительный ответ (показан кривой, идущей вниз) сопровождается быстрым опусканием листа (кривая, идущая вверх). Интервал между последовательными точками 10 сек.

вызывает положительное, или выпрямительное, движение примерно через 10 сек. после приложения возбудителя. Когда раздражитель был умеренным или небольшой продолжительности, ответ оставался положительным. Но при сильном или продолжительном раздражении отрицательный импульс передавался через стебель к дистальной стороне, вызывая очень быстрое опускание листа (рис. 33).

В данном случае отрицательный импульс достигал подвижного индикатора почти в течение 3 мин. Передача происходит быстрее при сильном раздражителе. Подобные эффекты были получены при одностороннем электрическом или тепловом раздражении. Для того, чтобы получить предварительный положительный ответ, необходимо использовать раздражитель умеренной интенсивности. В этом отношении световой раздражитель имеет особые преимущества: его интенсивность можно подобрать так, что она не будет чрезмерной.

Опыт, который сейчас был описан, имеет большое значение. Несмотря на то, что стебель мимозы не проявляет движения и может казаться нечув-

ствительным к раздражению, тем не менее его восприятие и его ответ на раздражитель свидетельствуют о том, что в нем возникают и проводятся два характерных импульса: один из них положительный, вызывающий повышение тургора на дистальной стороне; другой — отрицательный, вызывает противоположную реакцию: уменьшение тургора. Эти характерные реакции на одностороннее раздражение показаны для того, чтобы попытаться дать наиболее удовлетворительное объяснение тропическому изгибу.

Действие прямого и непрямого раздражений на рост

Ранее уже показано¹, что возрастание тургора в определенных пределах увеличивает скорость роста, в то время как уменьшение его замедляет этот процесс. Одновременно нами показано, что прямое раздражение вызывает замедление роста, которое может достигать предела при действительном сокращении. Поскольку не прямое раздражение вызывает повышение тургора, постольку оно увеличивает скорость роста.

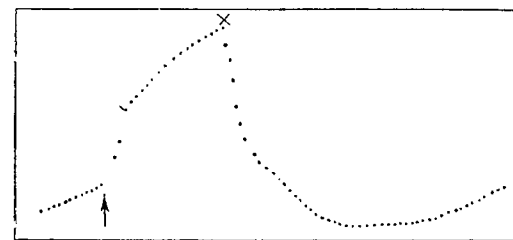


Рис. 34. Действие прямого и непрямого раздражения на скорость роста

Нормальная скорость роста показана в первой части записи. Возрастание скорости вследствие непрямого раздражения (указано стрелкой) выражается резким выпрямлением кривой. Прямое раздражение (отмечено крестиком) вызвало быстрое сокращение, показанное кривой, идущей вниз.

Опыт 51. Приведенные выше факты, демонстрируемые в записи (рис. 34), получены с помощью нашего крескографа с большим увеличением. Непрямое раздражение увеличивает скорость роста, что показано результирующей восходящей кривой. С другой стороны, прямое раздражение вызывает действительное сокращение, что видно из изменения характера кривой: подъем кривой сменяется падением. Когда не прямое раздражение достаточ-

¹ Life Movements in Plants, vol. I, 1918, p. 191.

но сильно или продолжительно, ответ двухфазный: первоначальное ускорение смсняется подавлением роста, которое достигает предела при действительном сокращении [17].

Гелиотропический изгиб при одностороннем раздражении

Уже показано, что в то время как растущий орган замедляет рост и сокращается при прямом раздражении, при непрямом он проявляет ускорение в росте и растяжении. При одностороннем раздражении, например светом, растущий орган раздражается непосредственно, т. е. прямо с проксимальной стороны и косвенно с дистальной: в первом случае скорость замедляется, тогда как во втором ускоряется. Результатом является положительный гелиотропический изгиб. При интенсивном или продолжительном раздражении возбуждение достигает дистальной стороны, нейтрализуя положительный изгиб или превращая его в отрицательный.

Ответ листовой подушечки мимозы на одностороннее раздражение

В растении, грубо говоря, можно выделить три типа тканей. Первый тип — индифферентная паренхима, в которой из-за многочисленных перегородок возбуждение остается более или менее локализовано в точке приложения раздражителя. С другой стороны — высокопроводящая нервная ткань, в которой возбуждение передается на значительные расстояния; проводящий нерв при прохождении импульса заметно не изменяется. Между этими двумя крайними типами тканей лежит промежуточный тип — сокращающиеся клетки листовой подушечки, в которых волна возбуждательного сокращения передается от клетки к клетке со скоростью, меньшей, чем скорость нервного импульса. Для удобства я могу характеризовать это явление как *клеточное распространение возбуждения*. Оно напоминает распространение волны сокращения от клетки к клетке в мышце сердца животного.

Ткань листовой подушечки можно рассматривать как полупроводящую, и теперь я опишу ее характерные ответы на не прямое раздражение, прикладываемое локально на верхнюю половину листовой подушечки. Поскольку она относительно невозбудима по сравнению с нижней половиной, для простоты объяснения я ограничу свое внимание реакцией более возбудимой половины органа.

Опыт 52. Узкий луч сильного света от небольшой дуговой лампы направлялся на верхнюю часть листовой подушечки; запись ответа была получена обычным путем. Запись показывает (рис. 35), что после латентного периода продолжительностью в 5 сек. возникает положительный, выпрямительный, ответ вследствие расширения нижней половины листовой подушечки. При продолжительном действии света возбуждательный импульс до-

стигал более чувствительной нижней половины и вызывал очень быстрый отрицательный ответ, выражающийся в опускании листа, что обусловлено сокращением этой половины органа. В чувствительных экземплярах отрицательный ответ настолько резкий и интенсивный, что регистрирующий рычаг выскакивает за пределы записывающей пластинки, прежде чем сделает точку на ней. Толщина листовой подушечки 1,5 мм, а расстояние, которое возбуждательный импульс проходит для достижения ее нижней половины, равно около 0,75 мм. Время поперечной передачи возбуждения при действии света изменяется в разных случаях от 50 до 80 сек. Таким образом, скорость поперечной передачи возбуждения в листовой подушечке равна 0,011 мм/сек. Она во много раз меньше, чем скорость в черешке растения.

Другие способы раздражения давали аналогичные результаты. Раздражение без механического нарушения может быть произведено нанесением капли разбавленного раствора соляной кислоты на верхнюю половину листовой подушечки. Это вызывает предварительный положительный и следующий за ним более интенсивный отрицательный ответ. Скорость поперечной передачи становится значительно выше при действии более сильного раздражителя [18].

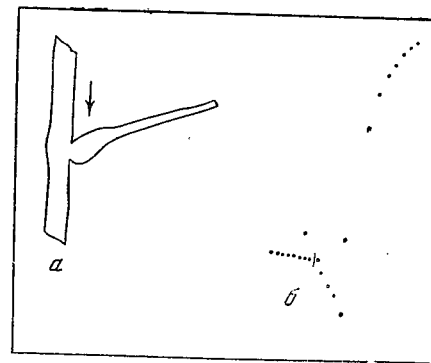


Рис. 35. Запись влияния продолжительного применения света на верхнюю половину листовой подушечки мимозы

Положительный выпрямительный ответ (кривая, идущая вниз) сопровождается нейтрализацией и ярко выраженной сменой ответа на отрицательный вследствие поперечного проведения возбуждения

Выводы

Методом механического ответа можно показать, что в растении, имеющем подвижные листья, одиночное раздражение дает начало двум импульсам: положительному и отрицательному. Положительный импульс проходит с большей скоростью и вызывает повышение тургора и выпрямительный ответ листа. Отрицательный, или возбуждательный, импульс проходит с меньшей скоростью и вызывает уменьшение тургора и быстрое опускание листьев. Отрицательный ответ более интенсивный, чем положительный.

Слабый, или субминимальный, раздражитель вызывает только положительный ответ. Минимальный раздражитель вызывает двухфазный ответ: за положительным следует отрицательный.

Когда расстояние передачи уменьшается, преобладает отрицательный импульс: он догоняет и маскирует слабый положительный импульс.

Прямое раздражение, дающее уменьшение тургора, вызывает замедление скорости роста. Непрямое раздражение слабой интенсивности вызывает ускорение роста.

Приведенные факты объясняют тропические изгибы, вызываемые односторонним раздражением; при слабом или умеренном раздражении изгиб положительный, при сильном и продолжительном раздражении положительный изгиб переходит в отрицательный.

Локальное раздражение верхней половины листовой подушечки мимозы вызывает положительный ответ. При сильном или долго продолжающемся раздражении положительный ответ превращается в интенсивный отрицательный вследствие проведения возбуждения к более возбудимой нижней половине этого органа.

Законы прямого и непрямого раздражений следующие:

1. Эффектом всех форм прямого раздражения является уменьшение тургора, сокращение, снижение скорости роста и отрицательный механический ответ опускания листа;

2. Действие непрямого раздражения слабой интенсивности ведет к увеличению тургора, расширению, ускорению скорости роста и положительному механическому ответу выпрямления листа;

3. Продолжительное приложение раздражителя умеренной интенсивности вызывает двухфазный ответ: за положительным следует отрицательный;

4. Если ткань обладает высокой проводимостью, то действие передаваемого положительного импульса маскируется преобладающим отрицательным импульсом.

Глава IX

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ОТВЕТ ОБЫЧНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРЯМОЕ И НЕПРЯМОЕ РАЗДРАЖЕНИЯ

Механический ответ чувствительных растений на прямое и не прямое раздражение подробно описан в предыдущей главе. Было показано, что при прямом раздражении у возбудимой паренхимы листовой подушечки наблюдается уменьшение тургора, сокращение и отрицательный механический ответ, выражающийся в опускании листа. При не прямом раздражении ответ бывает положительным, двухфазным или отрицательным, что зависит от интенсивности раздражителя, проводимости тканей междоузлия и тонического состояния растения.

Эти результаты продемонстрированы на чувствительных растениях, у которых движение органа указывает на характер передаваемого импульса. Возникает вопрос: все эти специфические ответы ясно проявляются только у чувствительных растений или они общие для всех растений?

Электрический ответ на прямое раздражение

Считалось, что только чувствительные растения возбудимы: их моторные органы проявляют возбудительный ответ сокращением и сопутствующим отрицательным колебанием тока. С другой стороны, обычные растения рассматривались как не дающие ни механического, ни электрического ответов.

Однако я уже имел возможность показать¹, что все растения и все их органы возбудимы, причем состояние возбуждения сопровождается отрицательным колебанием тока. Важно получить несомненное проявление электрического ответа на неэлектрический способ раздражения, так как утечка раздражающего индукционного тока может создавать гальванометрическое отклонение не за счет истинного возбуждения. Эта трудность пре-

¹ Response in living and non-living, 1902. [19]

одолена устройством, которым растение подвергается механическому раздражению; интенсивность его может поддерживаться равномерно или постепенно возрастать.

Опыт 53. Я получал однородные электрические ответы от черешка, стебля, корня, плода различных растений при однородном раздражении. Для того, чтобы доказать, что ответ, выражаемый отрицательным колебанием тока, является физиологическим, было установлено, что угнетение вызывалось при действии хлороформа. Первые три ответа (рис. 36) были нормальными, обработка хлороформом вызвала быстрое уменьшение амплитуды ответа, который полностью исчезал при гибели ткани.

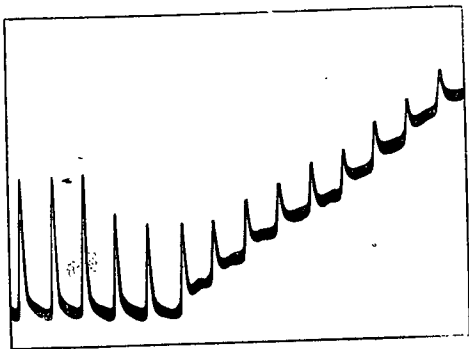


Рис. 36. Гальванометрическая запись действия хлороформа на электрический ответ моркови

Первые три ответа — норма. Последующее угнетение вызвано действием хлороформа

импульса электрическим методом. Необходимы различные видоизменения передаваемого импульса, проявляющиеся в механическом ответе, чтобы обнаружить их сходство в электрическом ответе, поскольку ясно, что обе формы ответа должны иметь общий источник.

Положительный ответ в полупроводящих или непроводящих тканях

Опыт 54. Индифферентная ткань листовой пластинки практически не является проводником. Два электрических контакта приводятся в соприкосновение с двумя точками *A* и *B* на листовой пластинке (рис. 37); высокочувствительный зеркальный гальванометр, подключающийся в цепь, имеет такую чувствительность, что ток в 10^{-10} а дает отклонение в 1 мм на расстоянии 1 м. Нагретый кончик стеклянной палочки мгновенно прикладывается

на расстоянии 5—10 мм от точки *A*. Ответ (кривая, идущая вниз) выражается положительным колебанием тока. Восстановление наступает после прохождения импульса (рис. 38).

Теперь я опишу опыты с передачей импульса вдоль высокопроводимой ткани.



Рис. 37. Электрическая цепь для ответа непроводящей ткани
Раздражитель приложен около *A*



Рис. 38. Положительный электрический ответ непроводящей ткани (кривая, идущая вниз)

Двухфазный и однофазный ответы

Возбудительный импульс распространяется от точки к точке в нерве животного, причем возбужденная точка становится гальванометрически отрицательной по отношению к любой точке, находящейся в покое. Волна возбуждения, таким образом, сопровождается волной отрицательного колебания тока. Результат схематично показан на рис. 39; раздражитель приложен вблизи электрода *A* в точке, отмеченной крестиком. Волна достигает точки *A* раньше, и отклонение гальванометра показывает, что точка *A* является отрицательной по отношению к невозбужденной точке *B*. Вскоре волна проходит *A* и достигает *B*, делая эту точку отрицательной по отношению к *A*; в результате прежнее гальванометрическое отклонение изменяется. Если проводящая способность нерва очень высока, то два противоположных импульса действуют на гальванометр в быстрой последовательности, и так как инерция гальванометра значительна, то конечное отклонение практически равно нулю.

Трудность получения записи электрического ответа передаваемого импульса можно преодолеть тремя различными путями.

Во-первых, применением электрического регистратора, в котором инерция очень незначительна, как, например, в струнном гальванометре Эйнтховена. Двухфазный ответ, а именно отрицательный ответ в точке *A* с последующим ответом в точке *B*, можно затем получить на движущейся фото-

графической пластинке. Отрицательный ответ в точке *A* появляется, скажем, в виде кривой, идущей вверх, а в точке *B* — в виде кривой, идущей вниз.

Во-вторых, однофазный ответ в точке *A*, который не противопоставлен любому ответу в точке *B*, можно получить уничтожением возбудимости точки *B* при помощи местного повреждения. Этот метод вносит некоторые осложнения: возникает потенциал повреждения и ответ в *A* отмечается затем как отрицательное изменение тока повреждения. Поврежденная ткань

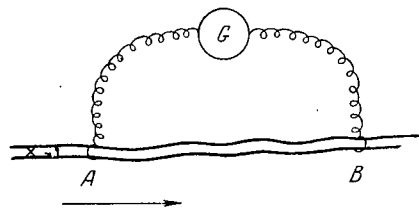


Рис. 39. Схема регистрации двухфазного ответа нерва животного

может, однако, постепенно восстанавливаться, поэтому окончательный ответ уменьшается или уничтожается. Следовательно, новое повреждение должно быть нанесено в точку *B* или рядом с *B*, чтобы уничтожить здесь возбудимость и таким образом получить непротивопоставленный ответ в *A*.

В-третьих, эти препятствия могут быть преодолены применением метода естественного блока, в котором проводящая ткань находится между первым контактом *A* и вторым контактом *B*. Возбудительный импульс тогда не может достигнуть второго контакта. Образец в таком случае не поврежден, и ответ в *A* является совершенно нормальным.

Необходимо найти подходящие способы раздражения, которые дают начало передаваемому импульсу. Для чисто качественных целей раздражение может быть осуществлено приложением горячего стержня или нанесения капли кислоты; но эти раздражения, как уже установлено, не могут быть повторены с одинаковой интенсивностью.

Раздражение тепловым ударом

При попытке определить основные электрические реакции на передаваемое возбуждение желательно, чтобы раздражитель был неэлектрической природы, но в то же время был бы способен изменять свою интенсивность. Я преуспел в совершенствовании метода раздражения тепловым ударом. Одиночной петлей из тонкой платиновой проволоки можно плотно обхватить испытуемую ткань; или U-образная платиновая проволока может накладываться на проводящую ткань; между платиновой проволокой и проводящей тканью вводится пленка воды, для того чтобы предотвратить ожог. Электрический ток определенной силы в течение заданного промежутка времени пропускается через платиновую проволоку и вызывает мгновенное тепловое воздействие, которое действует как раздражитель. Этот метод

более удобен, когда требуются последовательные раздражения разной интенсивности; *продолжительность* нагревающего тока регулируется метромом. *Интенсивность* раздражителя подбирается изменением нагревающего тока таким образом, чтобы температура платиновой проволоки повышалась лишь на несколько градусов, чтобы не повредить ткань. Требуемая температура на практике может быть определена прикосновением пальца к проволоке, тепло которой легко ощущается. Возбуждение возникает в этом случае от одного или от целой серии тепловых ударов.

Имея наиболее подходящий метод получения электрического ответа и сведя к минимуму все сложности, связанные с использованием неэлектрического типа раздражения, мы провели последующие опыты, которые показали, что проводящая ткань в растении проявляет все характерные ответы нерва животного.

Электрический ответ препарата черешок-пластинка

Типичные реакции наиболее хорошо демонстрируются с обычным листом, в котором паренхимная ткань пластинки практически является непроводником. Средняя жилка листа, с другой стороны, служит проводником возбуждения; в ней проводящая флоэма окружает ксилему, при этом пучок — концентрический. Электрическая цепь показана на рис. 40. В *a* используется метод природного блока для получения однофазного ответа. В этом случае один электрод расположен на средней жилке, а другой — на листовой пластинке; в *b* оба контакта — *A* и *B* — находятся на проводящей средней жилке для получения двухфазного ответа.

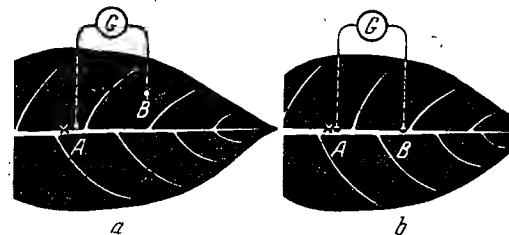


Рис. 40. Электрическая цепь на листе для *a* — получения однофазного ответа и *b* — двухфазного. Место приложения раздражителя отмечено крестиком

Опыт 55. *Однофазный ответ.*

Запись (рис. 41) дает последовательные ответы на однообразные тепловые раздражения, показывая ступенчатое возрастание, обусловленное облегчением как последствием раздражения. В опытах с непрямым раздражением обычно обнаруживается, что в начале проведение является неэффективным, а ответ — положительным. Сопротивление, или блок, постепенно устраняется повторным раздражением обычно в четыре стадии. В первой стадии ответ положительный, во второй — двухфазный, в третьей — отрицательный, ступенчато возрастающий; в четвертой стадии проводимость достигает оптимального значения, ответы становятся однородными и максимальными.

Опыт 56. *Предпочтительное проведение.* Очень интересный результат получен путем приложения раздражителя в точку посередине между *A* и *B* (см. рис. 40 б). Найдено, что, пока центробежный возбуждательный импульс от умеренного раздражителя достигнет *B*, он не передается в центростремительном направлении к точке *A*, которая остается невозбужденной. Только

при раздражении большей интенсивности наблюдается проведение в обоих направлениях.

Опыт 57. *Двухфазный ответ.* Когда два контакта *A* и *B* находятся на средней листовой жилке (см. рис. 40 б), то возбуждение сначала достигает точки *A*, вызывая отрицательный ответ в виде кривой, идущей вверх; затем возбуждение достигает *B* и получается кривая, идущая вниз, показывающая более поздний отрицательный ответ в точке *B*. Запись двухфазного ответа дана на рис. 41. Точка *B* должна быть на достаточном расстоянии от точки *A*, иначе два импульса на гальванометре будут нейтрализовать друг друга.

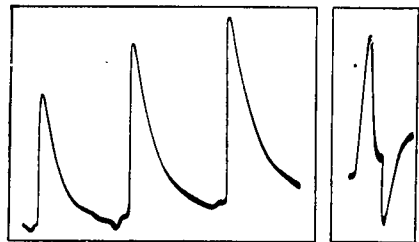


Рис. 41. Электрический ответ средней жилки на не прямое раздражение

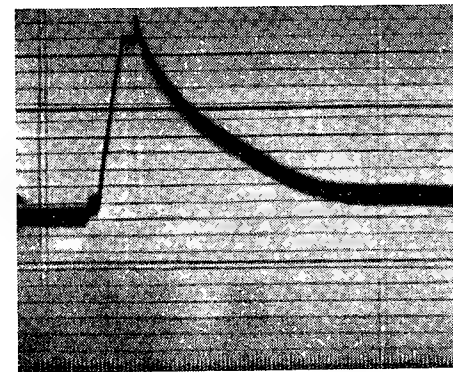
Левая запись — однофазный ответ, показывающий ступенчатое возрастание; правая запись — двухфазный ответ

Опыт 58. *Временные соотношения однофазного ответа.* Волна возбуждения проходит от точки к точке вдоль проводящей ткани; поэтому возбуждение любой точки является преходящим. Важно обнаружить скорость, с которой возбуждение достигает максимума, и скорость, с которой оно снижается. Нужно помнить, что возбуждательный процесс у растения относительно более медленен, чем у животного, нервы которого обладают высокой проводимостью. Кроме того, в средней жилке обычного листа проведение, вообще говоря, медленнее, чем в черешке мимозы. Возрастание и падение возбудимости в любой точке может быть определено сопутствующим электрическим изменением. Инерция подвижной стрелки обычного гальванометра слишком велика для этого определения. Струнный же гальванометр имеет особые преимущества в таком исследовании, поскольку его ответ является практически мгновенным. Недостаток заключается только в том, что чувствительность этого прибора намного ниже, чем у высокочувствительного гальванометра. Однако изменение электродвижущей силы в некоторых растениях достаточно высоко для того, чтобы быть зарегистрированным даже гальванометром Эйнтховена [20].

Однофазная запись получена со средней жилки при помощи гальванометра Эйнтховена и представлена на рис. 42. Отметка времени внизу показывает интервал в 0,1 сек. Максимум возбуждения достигнут в данном случае в течение 0,8 сек., восстановление заканчивается за период 4,3 сек.

Представленные здесь результаты доказывают, что характеристики передаваемого импульса, как установлено из механического ответа подвижного чувствительного растения, точно такие же, как у обычных неподвижных растений при электрическом ответе. Они, фактически, общие для всех растений.

Теперь можно сделать более широкое обобщение в действии прямого и непрямого раздражений: 1) все формы прямого раздражения вызывают уменьшение тургора, сокращение, уменьшение скорости роста, отрицательный механический ответ и отрицательное колебание тока; 2) не прямое раздражение слабой или умеренной интенсивности вызывает увеличение тургора, расширение и увеличение скорости роста, положительный механический и положительный электрический ответы.



Глава X

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ОТВЕТ МИМОЗЫ НА НЕПРЯМОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ

Хотя в предыдущей главе было показано, что характерные ответы на не прямое раздражение являются общими для всех растений, тем не менее желательно повторить опыты с чувствительной мимозой, так как у этого растения можно получить в одном опыте записи механического и электрического ответов; а также практически продемонстрировать тождественность

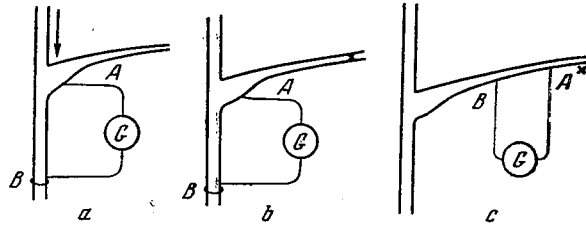


Рис. 43. Электрические цепи для получения ответа на не прямое раздражение мимозы

a — электрическая цепь для получения ответа нижней половины листовой подушечки на раздражитель, приложенный к ее верхней половине; *b* — электрическая цепь для получения однофазного ответа листовой подушечки на раздражитель, приложенный к черешку (отмечено крестиком); *c* — электрическая цепь для получения ответа черешка на раздражитель, приложенный к черешку (отмечено крестиком)

этих двух реакций. Найдено, что при приложении субмаксимального раздражителя к подчерешку механический и электрический ответы возникают почти одновременно. Очень небольшое расхождение между двумя ответами объясняется задержкой начала действия двигательного механизма листовой подушечки.

Схема электрической цепи для получения электрического ответа дается на рис. 43. Тонкая платиновая проволочка вводится приблизительно на

1 мм в листовую подушечку, второй контакт присоединяется к отдаленной нейтральной точке на поверхности стебля, которую возбуждающий импульс не достигает. Эффект раздражения, передаваемого через полупроводящую ткань листовой подушечки, можно получить с помощью такой же электрической цепи, когда раздражитель прикладывается локально на верхнюю поверхность подушечки. Для регистрации скорости нервного импульса в проводящем волокне черешка в последний вводились две тонкие платиновые проволоочки, концы которых нужно соединить с регистрирующим гальванометром.

Электрический ответ на не прямое раздражение

В опыте 48 установлено, что механический ответ на слабое не прямое раздражение положительный, затем при увеличении интенсивности раздражителя он превращался в отрицательный.



Рис. 44. Положительный ответ мимозы на слабый раздражитель

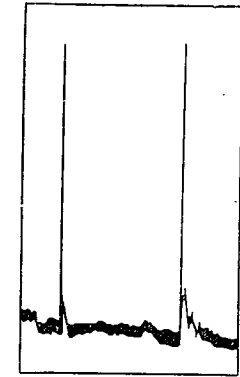


Рис. 45. Отрицательный ответ на сильный раздражитель

Опыт 59. *Электрический ответ на слабый раздражитель.* Запись ответа на слабый раздражитель, приложенный на отдаленном подчерешке, представлена на рис. 44; видно, что ответ положительный и электрическое изменение выражается положительным колебанием тока.

Опыт 60. *Электрический ответ на сильный раздражитель.* Опыт повторен с тем же растением, различие заключалось только в интенсивности раздражителя, который доведен до субмаксимального значения. Видно, что ответ вызвал электрическое изменение, выражающееся отрицательным колебанием тока (рис. 45).

Можно думать, что электрическое изменение возникает вследствие механического опускания листьев, которое происходит при возбуждении. Чтобы доказать, что это не так, лист удерживался в фиксированном положении. При этом было найдено, что электрический ответ оставался таким же, как и раньше. Механический и электрический ответы независимо друг от друга проявляются в общей возбудительной реакции.

Возбудительный и сократительный процессы

Мышца, погруженная в дистиллированную воду, теряет способность к сокращению. Нанесение воды на листовую подушечку мимозы также превращает ее в механически нечувствительную. Я уже показывал, что проводимость нерва, связанного с мышцей, не видоизменяется с уничтожением двигательной способности. Теперь возникает вопрос: имеется ли возбудительный процесс в листовой подушечке, погруженной в воду, хотя он уже не проявляется в ее сокращении. Проблема была разрешена следующим опытом.

Опыт 61. Листовая подушечка мимозы при обработке водой делалась механически нечувствительной. В этом состоянии раздражение, как уже установлено, не сопровождается нормальным опусканием листа. Полученная затем электрическая запись ответа показывает, что механически нечувствительный лист дает нормальный электрический ответ, выражающийся отрицательным колебанием тока, и что ткань еще возбудима, хотя неспособна проявить это внешне механическим движением. Этот факт помогает объяснить явление возбудительного электрического ответа обычных растений, в которых механический ответ практически отсутствует.

Определение скорости возбудительного импульса по двухфазному ответу

Теперь попытаюсь решить трудную задачу регистрирования крайне коротких интервалов времени при прохождении возбудительного импульса от *A* до *B* в самой проводящей ткани. Для этого необходимо, чтобы два тонких платиновых электрода имели электрические контакты с флоэмой (рис. 43 с); раздражитель прикладывается к точке, не очень удаленной от *A*. В этом случае точка *A* первая воспроизводит отрицательное колебание тока, затем возбуждение достигает точки *B*, делая ее отрицательной и вызывая перемену электрического ответа. Интервал времени между двумя ответами крайне непродолжителен, особенно когда две точки *A* и *B* отделены сравнительно небольшим расстоянием. Запись двухфазного ответа, следовательно, не может быть получена обычным гальванометром, ее можно сделать, как уже объяснялось, только с помощью струнного гальванометра Эйнтховена. Прежде чем описать результаты, полученные с нервом растения, я представлю запись двухфазного ответа обонятельного нерва щуки, полученные Гартенем с помощью капиллярного электрометра (рис. 46). Ближняя точка на

нерве сначала становится отрицательной, позднее импульс доходит до второго контакта, что видно по перемене ответа вследствие отрицательности, возникшей в этой точке.

Опыт 62. Теперь я опишу двухфазный ответ нерва мимозы, полученный с помощью струнного гальванометра Эйнтховена. Расстояние между двумя точками контакта равно 7 мм. Распространение возбудительной волны в точку *A* сигнализируется спайком вверх, означая отрицательное колебание тока

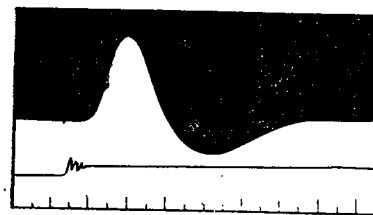


Рис. 46. Двухфазный ответ обонятельного нерва щуки, показанный с помощью капиллярного электрометра (по Гартену)

Отметки раздражения и времени даны под кривой

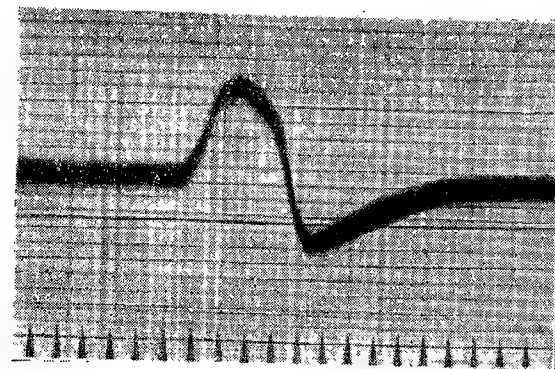


Рис. 47. Двухфазный электрический ответ нерва мимозы, полученный с помощью гальванометра Эйнтховена (см. текст)

в этой точке. Когда волна доходит до точки *B*, то она вызывает реверсию спайка вследствие электрической негативности в этой точке (рис. 47). Интервал времени между ответом *A* и *B* равен 0,25 сек., а так как расстояние, пройденное импульсом, — 7 мм, то скорость передаваемого возбуждения — 28 мм/сек, т. е. она имеет практически то же значение, что и при определении механическим методом. Летом она меняется у разных экземпляров от 15 до 30 мм/сек.

Я воспроизвожу другую запись двухфазного ответа проводящего нерва мимозы (чувствительность струнного гальванометра была увеличена, результат этого — увеличение амплитуды ответа) (рис. 47А). Расстояние между двумя точками контакта 10 мм, а время между ответами точек *A* и *B* — 0,5 сек. (отметка времени на рисунке не дана). Величина скорости передаваемого возбуждения соответственно равна 20 мм/сек.

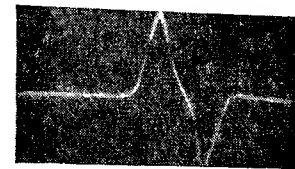


Рис. 47А. Вторая запись двухфазного ответа нерва мимозы; получена после установки более чувствительного струнного гальванометра

Электрическая локализация нервной ткани у мимозы

Невозможно изолировать нервную ткань мимозы без повреждения, следовательно, мы столкнулись с проблемой определения местоположения особой ткани, которая служит проводником возбуждения *in situ*. Проблема в основном разрешена изобретением электрического зонда.

Метод легко понять, если черешок считать кабелем, по которому передаются электрические сообщения. Проводящий пучок расположен внутри непроводящей оболочки. Путем постепенного погружения электрического зонда, который изолирован весь, кроме кончика, можно определить расположенный внутри проводник по электрическому ответу. Гальванометр,

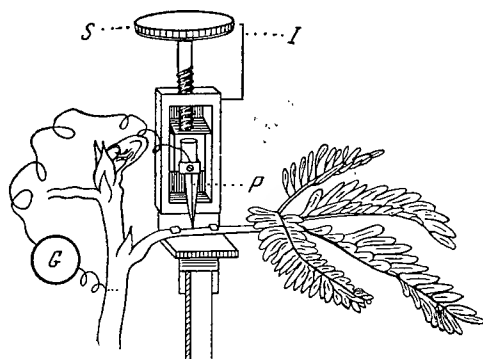


Рис. 48. Электрический зонд для определения местоположения нервной ткани в черешке мимозы

P — зонд в цепи с гальванометром *G*; *S* — головка винта, вращением которого зонд вводится в черешок; *I* — индекс, с помощью которого определяется глубина внедрения зонда

включенный в цепь зонда, регистрирует сообщения, которые передаются как только кончик зонда входит в контакт с проводящим пучком. Достигнутая при погружении глубина может быть показана соответствующей шкалой и таким образом определено положение проводника.

Точное расположение проводящего нерва, расположенного внутри черешка мимозы, можно определить аналогичным способом. Возбуждение подчережка вызывает импульс, который передается в центробежном направлении; импульс в нерве обнаруживается по изменению отрицательного колебания

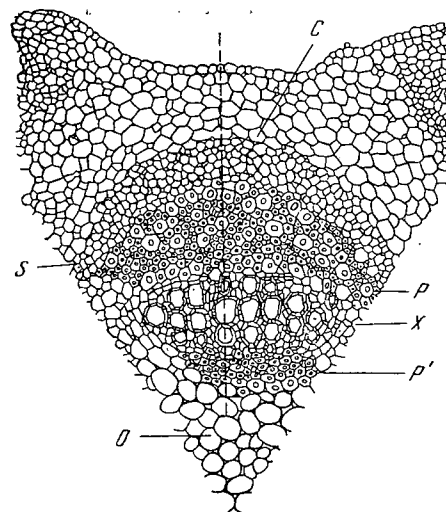


Рис. 49. Поперечный срез верхнего сосудистого пучка, содержащего проводящий нерв

Пунктирной линией показан путь прохождения зонда

тока. Из всех тканей проводящий нерв будет наиболее сильно возбуждаться распространяющимся импульсом, а вызванные электрические изменения этой особой ткани будут максимальными. Возбуждение, несомненно, будет иррадиированным, тем не менее наблюдается быстрое затухание в наружных тканях. Если возбудитель умеренный или слабый, то иррадиация незначительна.

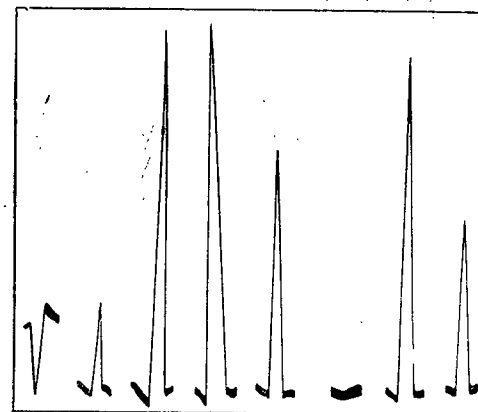


Рис. 50. Гальванометрическая запись передаваемого возбуждения в различных тканях черешка

Первая — положительный ответ эпидермиса; вторая — слабый отрицательный ответ коры; третья, четвертая и пятая — увеличенные ответы в наружной флоэме; шестая — отсутствие возбуждения в ксилеме; седьмая — увеличенный ответ во внутренней флоэме; восьмая — уменьшенный ответ в сердцевине

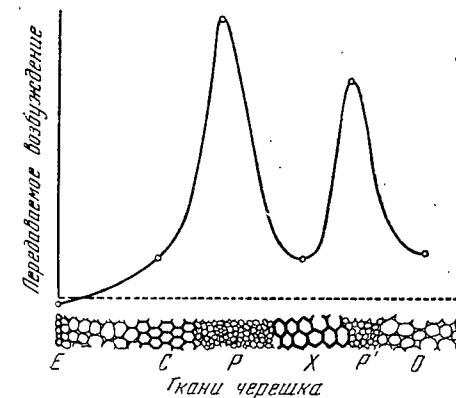


Рис. 51. Кривая, показывающая различную интенсивность передаваемого возбуждения в различных тканях

E — эпидермис; *C* — кора; *P* — наружная флоэма; *X* — ксилема; *P'* — внутренняя флоэма; *O* — сердцевина

Опыт заключался в следующем: зонд вводился сверху перпендикулярно к оси черешка с интервалом 0,05 мм (рис. 48). Слабое ранение, вызванное введением кончика зонда, вызывает возбуждение, которое полностью утихает в течение 15 мин. Третий подчережок, связанный с верхним нервом, периодически возбуждается одинаковыми раздражителями.

Опыт 63. *Электрическое возбуждение в различных тканях*. Теперь я приведу подробные результаты местоположения проводящей ткани (рис. 49). Зонд вводится в эпидермис и продвигается шаг за шагом по 0,05 мм; он проходит последовательно кору — *C*, наружную флоэму — *P*, ксилему — *X*, внутреннюю флоэму — *P'* и центральную сердцевину — *O*. Толщина различных тканей изменяется с возрастом растения. В записях, представлен-

ных на рис. 50, электрический ответ эпидермиса составил + 12 делений на гальванометре. Я уже показывал в другом месте, что эпидермис, который не является проводником, дает либо нулевой, либо положительный ответ, в отличие от нормального отрицательного ответа проводящей ткани. На глубине 0,1 мм зонд наталкивается на кору, где вследствие иррадиации был ответ, но слабый, — 17 делений. Затем зонд вошел в зону флоэмы, которая простирается на 0,15 мм при средней глубине 0,2 мм. Ответ в этой зоне внезапно увеличивается, что видно по трем ответам равным: —61, —65 и —40 делений. Ксилема, расположенная на глубине 0,3 мм, дает либо небольшой ответ, либо вообще не дает ответа, доказывая, что она практически является непроводящей. Когда зонд достигал глубины 0,35 мм, он наталкивался на внутреннюю флоэму и ответ вторично возрастал до —56 делений. Зонд достигал сердцевины на глубине 0,4 мм, и ответ уменьшался до —26 делений. Когда раздражение подчерешка было слабое, эффект иррадиации значительно уменьшался и было обнаружено, что передача возбуждения наблюдалась только в двух флоэмах.

В дальнейшем будет видно, что во всех случаях флоэма неизменно является лучшим каналом для проведения возбуждения и что существует две проводящих флоэм: наружная и внутренняя. Кривая (рис. 51), построенная из средних значений 10 различных опытов, иллюстрирует это поразительным образом. На схеме поперечного среза, обычно приводимого в учебниках, в каждом сосуде имеется один флоэмный пучок, расположенный снаружи ксилемы. Наличие двух электрических максимумов говорит о возможности существования в пучках двух флоэм. Как установлено в одной из предыдущих глав, различное окрашивание указывает на то, что существует две, а не одна флоэма.

Передача импульса через полупроводящую листовую подушечку

Уже было доказано (стр. 78), что ткань листовой подушечки мимозы является полупроводником и что локальное применение светового раздражителя в верхней части листовой подушечки первоначально вызывает повышение тургора и расширение, проявляемое положительным, или выпрямительным, ответом. Затем возбуждательный импульс достигает более чувствительной нижней половины и вызывает резкий отрицательный ответ — опускание листа (см. рис. 35). Таков механический ответ.

Опыт 64. Сейчас я опишу соответствующий электрический ответ. Электрическая цепь представлена на рис. 43 а; контакт А соединен с нижней частью листовой подушечки, контакт В — с отдаленной индифферентной точкой на поверхности стебля. Раздражение верхней части без механических нарушений осуществлялось нанесением небольшой капли разбавленной соляной кислоты. Электрический ответ, полученный струнным гальванометром Эйнтховена, представлен на рис. 52. Из него видно, что имеется

отклонение вверх, указывающее на короткое положительное колебание тока в А вследствие предварительного положительного импульса в полупроводнике. Возбудительный импульс затем достигает точки А и вызывает более интенсивное отклонение вниз, сопровождающееся отрицательным колебанием тока. Когда раздражение верхней части будет усилено за счет применения более концентрированного раствора соляной кислоты, скорость возбуждающего импульса значительно возрастает, в результате чего более

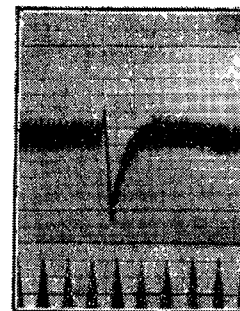


Рис. 52. Электрический ответ нижней половины подушечки на импульс, переданный из верхней ее половины

Отметьте, что предварительный положительный ответ (кривая, идущая вверх) сопровождается более интенсивным возбуждением отрицательным отклонением. Отметка времени — 0,1 сек.

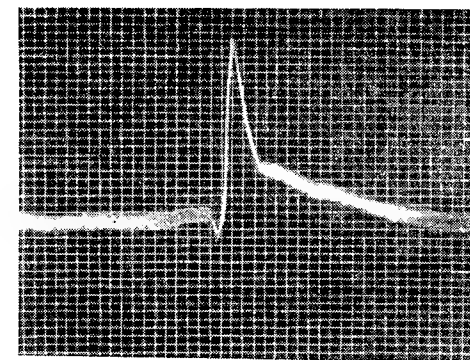


Рис. 52А. Электрическая запись положительного и отрицательного ответов на не прямое раздражение черешка мимозы; положительный ответ — кривая, идущая вниз

Расстояние между вертикальными линиями равно 0,1 сек.

интенсивный отрицательный ответ маскирует слабый, первоначально положительный ответ. Это еще раз доказывает, что в каждом случае передаваемый импульс является двойным и что в высокопроводящих тканях первоначальный положительный импульс сглаживается преобладающим отрицательным подавляющим его импульсом. Одна из трудностей получения первоначального положительного механического ответа мимозы на не прямое раздражение проводящего черешка заключается в инертности тяжелого листа; два быстро следующих импульса противоположных знаков вызывают равнодействующее движение, в котором преобладает отрицательный импульс. Два импульса, положительный и отрицательный, можно, однако, зарегистрировать при помощи гальванометра Эйнтховена, инерция которого незначительна. Возбуждение царапающим раздражителем эффективно на нижней поверхности черешка на расстоянии 2 см от листовой подушечки. Электрическая цепь отведения применялась следующая:

ближайший электрод помещался на листовой подушечке, а дальний — на индифферентной поверхности стебля. Запись рис. 52 *A* показывает, что интервал между слабым положительным ответом и более сильным отрицательным равнялся только 0,05 сек. Механическая запись предварительного положительного импульса при таких обстоятельствах невозможна. Результат, полученный в электрической записи, имеет большое значение, доказывая, что два импульса (реакции *A* и *B*) возникают даже в проводящей ткани, хотя механический ответ на положительный импульс отсутствовал.

Предварительный положительный импульс в проводящей ткани животного

Исследования ответных реакций растений, которые я проводил в течение последних 25 лет, доказывают, что реакции в растениях, по существу, аналогичны реакциям у животных. Кажущееся разногласие возникает потому, что до сих пор не обнаружен предварительный положительный ответ от передаваемого вдоль ткани животного импульса. Ниже я покажу, что предварительный положительный ответ можно получить и в животной ткани, где он часто маскируется преобладающим отрицательным ответом. Положительный ответ можно размаскировать путем использования полупроводящей ткани и получения записи с помощью гальванометра Эйнтховена.

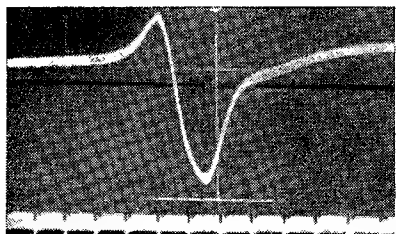


Рис. 53. Электрические изменения, сопровождающие прохождение волны сокращения по мочеточнику (по Орбели и Брукке)

Кривая, идущая вверх, — положительные изменения. Рисунок из книги Бейлиса «Сравнительная физиология», стр. 653

Результат, полученный Орбели и Брукке, показан на записи гальванометром от импульса, передаваемого в полупроводящей ткани мочеточника животного (рис. 53). Ближайший электрод, к которому волна прибывает, вначале стал положительным (кривая, идущая вверх); затем наблюдается сильный отрицательный ответ вследствие несколько более позднего прибытия волны возбуждения. Этот метод является однофазным: волна исчезает, прежде чем достигнет второго электрода. Насколько я осведомлен, этому предварительному положительному ответу было предложено неудовлетворительное объяснение. Однако, если этот ответ рассматривать как следствие положительного импульса, который предшествует отрицательному, то объяснение станет простым и удовлетворительным.

Другой метод получения положительного ответа даже в высокопроводящем нерве животного возможен, если ткань перевести в субтоническое состояние; тогда нерв становится полупроводником или даже непроводником.

В следующей главе будет показано, что не прямое раздражение дает начало положительному импульсу в растении или животном нерве, когда они находятся в субтоническом состоянии, и что восстановление полной проводимости в результате повторного раздражения сопровождается превращением положительного ответа в нормальный отрицательный ответ.

Как уже было показано, проводящая способность зависит не только от природы ткани, но также и от энергии, поглощенной ею от предыдущего раздражения, которое повышает тонический уровень. Та же самая ткань может при различных обстоятельствах быть либо проводником, либо непроводником возбуждения. Каким образом раздражение изменяет свойства тканей? Происходит ли видоизменение только в проводящих тканях или во всех? Если да, то каким образом эти видоизменения проявляются?

Внутренняя и внешняя работа раздражителя

При благоприятных условиях лист мимозы отвечает на раздражение снижением уровня энергии. Следовательно, обычно предполагают, что ответ на раздражение всегда сопровождается потерей энергии. Однако было показано, что существует два типа ответов: положительный и отрицательный; они проявляются либо механически, либо электрически (см. гл. VIII). Положительный выпрямительный ответ, сопровождающийся положительным колебанием тока, показывает прирост энергии в противоположность отрицательному ответу опускания, который сопровождается отрицательным колебанием тока.

Положительные и отрицательные ответы, механические и электрические, являются только внешними индикаторами основных реакций, связанных с сохранением или расходом энергии. Работа совершается для растения энергией, полученной из окружающей среды, и работа совершается растением для поддержания его жизненной активности. Представив накопление энергии как *A*, а расход или истощение, как *D*, получаем $A - D$ — разницу между работой накопления и работой расхода. Более того, относительная интенсивность двух реакций к раздражению определялась тоническим состоянием ткани. Когда тонический уровень *выше нормы*, при раздражении преобладает *D* — реакция, но когда тонический уровень *ниже нормы* — состояние субтоническое, — выявляется прирост энергии *A*, и тонический уровень вследствие этого поднимается до нормального. Возвращаясь к протоплазматическим свойствам проведения в субтонической ткани, вспомним, что сопротивление, или блок, создаваемый синаптическими мембранами, постепенно устраняется повторным раздражением. Полупроводящая (или непроводящая) ткань становится проводящей после сильного или повторяющегося раздражения (стр. 51).

Протоплазматическая раздражимость и различные ее проявления

Описанные выше механические или электрические ответы являются не только индикаторами протоплазматической реакции. Три основных проявления раздражимости — сократимость, проводимость и ритмичность — общие для всех живых тканей. Эволюция, связанная с физиологическим разделением труда, обуславливает специализированность тканей с целью лучшего выполнения отдельных функций. Однако существует последовательность во всех различных тканевых системах в отношении этих трех проявлений. В то время как проводимость паренхимной ткани слаба, трубчатые клетки в нервной ткани проводят возбуждение с небольшим затуханием на большое расстояние. С другой стороны, различные ткани проявляют различную степень сократимости. Например, сократимость низка в обычной листовой подушечке, но она высока в подушечке мимозы. В отношении ритмичности высокое развитие достигнуто в автономной деятельности пульсирующих листочков *Desmodium gyrans* и растущих органов. Ответ протоплазмы на раздражение дается механически — задержкой или большей активностью движения или проведения, электрически — изменением ЭДС.

Параллельные действия раздражения на сократимость, проводимость и ритмичность

Заключение о том, что основные протоплазматические изменения вызываются раздражением, основывается на наблюдении, показывающем, что раздражение вызывает диаметрально противоположные реакции в тканях, которые соответственно находятся в субтоническом или в нормальном состоянии. Разнообразными проявлениями протоплазматической раздражимости, как уже объяснялось, являются сократимость, электродвижущая сила, проводимость и ритмичность. В субтоническом состоянии все эти проявления становятся пониженными или заторможенными. Листовая подушечка прекращает сокращаться, электродвижущая сила ткани уменьшается, проводящая флоэма прекращает проведение возбуждающего импульса, а пульсирующая активность листочков и растущего органа у десмодиума задерживается. В оптимальном состоянии, когда тоничность выше нормы, сократимость и электродвижущая сила ответа максимальны, скорость проведения достигает наивысшего значения, а автономная активность листочков и растущих органов десмодиума становится наибольшей.

Действие возбуждения на ткани, находящиеся в субтоническом состоянии

Вызванное увеличение возбудимости подвижного органа. В одной из своих работ¹ я уже показал, что утраченная возбудимость листовой подушечки

¹ Life Movements in Plants, 1918, p. 147.

мимозы восстанавливается при повторном раздражении. Механические и электрические ответы ступенчато возрастают.

Увеличение проводимости. Последствие раздражения на увеличение проводимости субтонической ткани было показано как методом механического, так и электрического ответов (стр. 51, 85).

Восстановление автономной активности. Задержанная пульсация листочков десмодиума восстанавливается под влиянием раздражителей. Они восстанавливают также ранее задержанный рост.

Действие возбуждения на ткани, находящиеся в оптимальном состоянии

Ответные реакции противоположны реакциям тех тканей, которые находятся в субтоническом состоянии. Возбудимость подвижного органа, проводимость и ритмическая активность уменьшаются под влиянием сильного раздражения.

Таким образом, раздражение вызывает параллельные изменения проводимости, сократимости и ритмичности.

Лист как улавливающий бассейн для раздражителей

Существует мнение, что действие раздражителя очень важно для жизни растения. Продолжительность его нормальных функций зависит от внешнего раздражения, которое поддерживает все ткани в оптимальном тоническом состоянии. Отсутствие раздражения приводит растение к атоническому состоянию, при котором затухает жизнедеятельность организма. При раздражении ткани, находящейся на самом низком тоническом уровне (что является следствием продолжительного отсутствия раздражения), вызываются к жизни, а затем и возрастают до максимума все физиологические активности; тоническое состояние ткани за это же самое время увеличивается до оптимума. Среди внешних, естественных и доступных растению раздражений самое сильное — свет. Все условия благоприятствуют передаче этого раздражающего действия на расстояние нервным каналом, которым является флоэма проводящей ткани. Растянутая листовая пластинка, в которой проводящие пучки расположены в тонких разветвлениях, — не только специализированная структура для фотосинтеза, но также и бассейн для улавливания светового раздражения, возбуждающее действие которого накапливается во все больших и больших нервных стволах для переда-

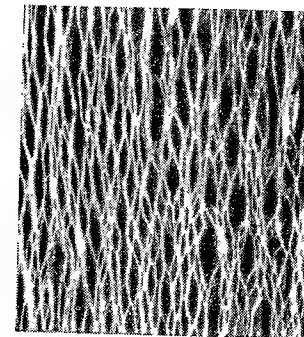


Рис. 54. Расположение сосудистой ткани в одиночном слое стебля дынного дерева (папайи)

чи внутрь растения. Распределение проводящих пучков внутри растения таково, что нет ни одного удаленного участка живой ткани, который не возбуждается раздражителем, проведенным по этим нервным каналам. Насколько часто они бывают сетчатыми даже в стволе дерева, показано на фотографии распределения проводящих пучков в главном стебле дынного дерева (папайи) (рис. 54). Эта сеть (на фотографии виден только небольшой ее участок) опоясывает стебель на протяжении всей его длины, и в данном отдельном случае насчитывается 12 слоев — один внутри другого.

Таким образом, нервная связь способствует самой быстрой и тесной связи всех частей растений между собой. Только благодаря нервной системе растение составляет единое, организованное целое, каждая из частей которого, испытывая какое-либо воздействие, передает его в любую другую часть.

В ы в о д ы

Электрические ответы мимозы на не прямое раздражение и электрические ответы обычных растений проявляют параллелизм.

Ответ на слабое раздражение положительный. При сильном раздражении он превращается в отрицательный.

Возбудительный процесс еще сохраняется в листовой подушечке, когда при чрезмерном поглощении воды создается неподвижность, что показано отрицательным колебанием тока на гальванометре.

Скорость передачи возбуждения может быть определена электрическим двухфазным ответом, который регистрируется с помощью гальванометра Эйнтховена. Скорость, установленная таким методом, равна скорости, полученной механическим способом.

Местоположение нервных тканей в черешке мимозы установлено электрическим зондом. Проводящей тканью является флоэма; каждый сосудистый пучок содержит две флоэмы, одну — наружную, другую — внутреннюю по отношению к ксилеме.

В полупроводящей листовой подушечке импульсы, передаваемые в поперечном направлении, — двойные: отрицательный следует за положительным. При сильном раздражении положительный маскируется преобладающим отрицательным.

До сих пор не было особо отмечено, что в животных тканях от передаваемого импульса возникает предварительный положительный ответ. Мною показано, что при соответствующих условиях в этих тканях может возникнуть положительный ответ.

Лист является улавливающим бассейном светового раздражителя. Возбудительный эффект проводится внутрь растения по проводящей флоэме сосудистых пучков. Внутренняя активность растения поддерживается в оптимальном состоянии с помощью передаваемого возбуждения.

Глава XI

ОТВЕТ ИЗОЛИРОВАННОГО РАСТИТЕЛЬНОГО НЕРВА

Характеристика электрических ответов от передаваемого возбуждения была описана в последних двух главах. Показано, что флоэма в сосудистом пучке функционирует как нерв растения. Нам давно хотелось изолировать проводящую или нервную ткань, чтобы повторить на ней характерные опыты, проводимые на нерве лягушки. В черешке папоротника ^[21] я нашел необходимый материал. Осторожно разрезая оболочку черешка и растягивая ее в стороны, я смог изолировать сосудистые пучки, которые представляли собой длинные, мягкие, белого цвета нити, по своему виду поразительно напоминавшие нерв животного (рис. 55). Количество нитей было различным у разных видов папоротника. Иногда можно отделить одну из них длиной 20 см и больше. В сосудистом пучке проводящая флоэма окружает ксилему. Поперечный и продольный срезы сосудистого пучка даны на рис. 56. Трубочатые проводящие клетки флоэмы сходны с трубчатыми клетками других растений. Наиболее пригодными для опытов оказались пучки папоротника Девицы волосы (*Nephrodium molle*).

Сосудистые пучки извлекались с особой тщательностью во избежание повреждений. Затем они помещались в нормальный солевой раствор примерно на полчаса для удаления всех раздражений, вызванных прикосновением рук. Если внешняя температура не слишком высока, возбудимость изолированного нервного пучка остается в течение долгого времени постоянной.

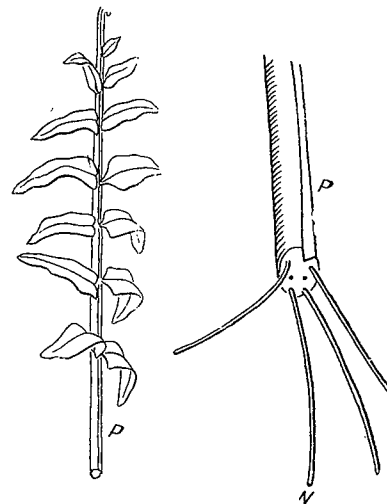


Рис. 55. «Лист» папоротника с сосудистыми волокнами N, показанными при увеличении справа

В опытах с нервом растения должны быть соблюдены все предосторожности, необходимые в соответствующих опытах с нервом животного. Образец должен быть помещен во влажную камеру для того, чтобы предотвратить процесс высыхания, ведущий к возникновению временного возрастания возбудимости, за которым следует продолжительное отсутствие чувствительности. В подготовленном опыте один конец пучка убивается локальным

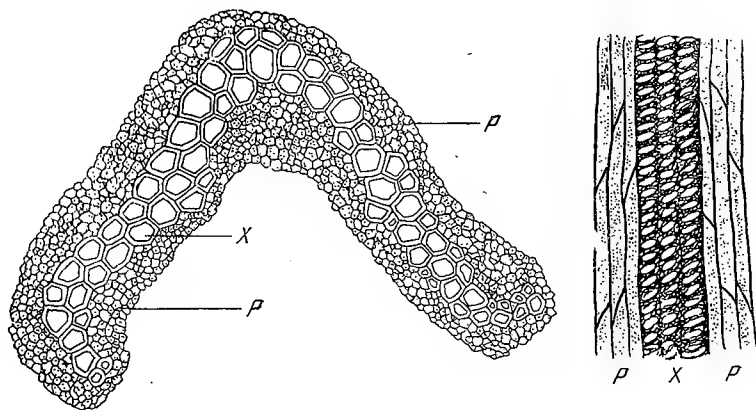


Рис. 56. Поперечный и продольный срезы сосудистого волокна папоротника

P — проводящая флоэма; X — ксилема

приложением горячего солевого раствора; гальванометрическая цепь присоединяется одним концом к убитой, а другим — к живой части пучка. Чтобы обеспечить правильность электрических показаний ответов, необходимо пользоваться неэлектрическими способами раздражения. Один из наиболее совершенных способов такого раздражения, как уже объяснялось, — тепловой способ. Для хорошего экземпляра достаточно единичного теплового удара длительностью меньше секунды, чтобы вызвать заметный электрический ответ. Ответ с еще большей амплитудой может быть получен суммированным действием нескольких таких раздражений.

Важной характеристикой нерва животного является его неустоляемость. Ответы на продолжительную серию однородных раздражителей, которые в обычной ткани вызывают заметную усталость, в нерве животного показывают небольшую усталость или полное ее отсутствие. Та же самая особенность отмечается и в нерве растения.

Полное сообщение о действии химических реагентов на проводимость и возбудимость нерва растения дано в моей работе «Сравнительная электрофизиология» (1907)^[22]. Я привожу здесь только некоторые из наиболее важных результатов, особенно в отношении идентичности ответов, полученных

у растительного и животного нерва. Данные будут продемонстрированы с помощью записей, которые я получил на нерве папоротника и на нерве лягушки. В обоих случаях использовалось однородное тепловое раздражение.

Действие предшествующего раздражения на проведение импульса

Описанные выше опыты относительно электрических ответов препарата черешковой пластинки обычного растения и механических ответов мимозы показали, что: 1) нормальная проводимость растительного нерва возрастает вследствие предшествующего раздражения: интенсивность возбуждения, передаваемого после раздражения, выше первоначальной интенсивности, и ответ от передаваемого возбуждения выше нормального. Этот факт демонстрируется ступенчато возрастающим электрическим ответом (см. рис. 41). Очевидно, продолжительное раздражение тетанизацией сообщает нерву более высокую проводимость, чем первоначальная, результатом чего должно быть усиление электрического ответа; 2) после длительной изоляции у растений от раздражителей естественной окружающей среды тоническое состояние падает ниже нормы. Проводимость нерва в таком субтоническом состоянии сильно уменьшена. Электрический ответ субтонического нерва является ненормальным положительным ответом, вместо нормального отрицательного. Длительное раздражение восстанавливает нормальную проводимость; электрический ответ от передаваемого импульса вследствие этого превращается из ненормального положительного в нормальный отрицательный ответ.

Теперь я покажу, что приведенные выше характеристики ответов в нормальном и субтоническом образцах проявляются в изолированных нервах папоротника и лягушки с поразительным сходством.

Действие тетанизации на проводимость нерва папоротника

Опыт 63. *Действие на нормальный нерв.* Последствие тетанизации, ведущее к увеличению проводящей способности, представлено записью на рис. 57. Первая серия верхних ответов — нормальные отрицательные. Сильно возрастающая амплитуда ответа на передаваемое возбуждение после тетанизации указывает на увеличение проводимости нерва.

Опыт 64. *Действие на нерв в субтоническом состоянии.* Я воспроизвожу (рис. 58) три типа ответов на передаваемый импульс, полученных на растительном нерве в нормальном и подавленном состоянии. Первый из трех — нормальный отрицательный ответ. Второй — смешанный, или двухфазный, в котором за положительным ответом следует отрицательный. Третий — ненормальный положительный ответ нерва, находящегося в субтоническом состоянии.

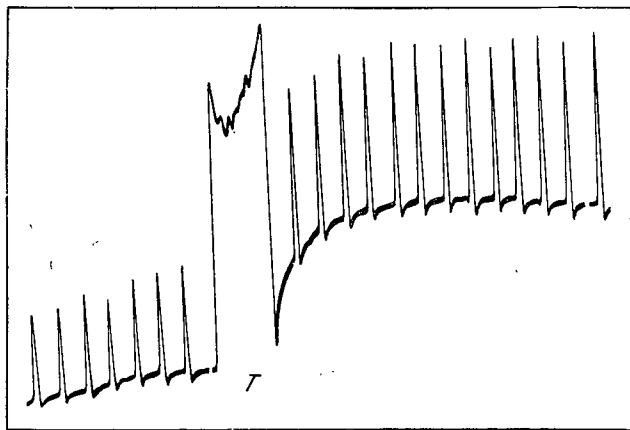


Рис. 57. Фотографическая запись действия тетанизации T на увеличение нормального отрицательного ответа в нерве папоротника

Экспериментируя с изолированным нервом папоротника, я нашел, что двухфазный ответ превращается в нормальный отрицательный после короткого периода тетанизации. Для превращения ненормального положительного ответа в нормальный отрицательный требуется длительный период тетанизации. Вообще говоря, этот процесс превращения совершается через двухфазный ответ, в котором за предшествующим положительным ответом следует отрицательный.

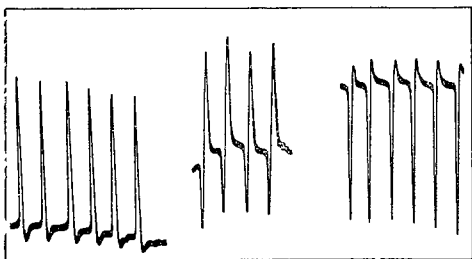


Рис. 58. Фотографическая запись трех типов ответов: нормального отрицательного, двухфазного и ненормального положительного — в нерве папоротника при различных условиях

Эти разнообразные эффекты находят естественное объяснение в фактах, показавших, что блок к прохождению импульса постепенно устраняется предшествующим раздражением. Это служит объяснением, почему проводящая способность нерва в обычных условиях становится выше нормальной и почему в субтонических условиях полупроводящая ткань становится нормально проводящей при обработке — положительный ответ превращается в нормальный отрицательный. Я хочу особо подчеркнуть факты, которые наиболее естественно и удовлетворительно объясняют соответствующие явления в нерве животного.

Влияние тетанизации на проводимость нерва лягушки

Опыт 65. Ответы измерялись в условиях, идентичных опытам с растительным нервом; способ раздражения тепловой. Первые три ответа нормальные отрицательные; ответы после тетанизации возрастали, подобно тому как это было в опыте с нервом растения (рис. 59).

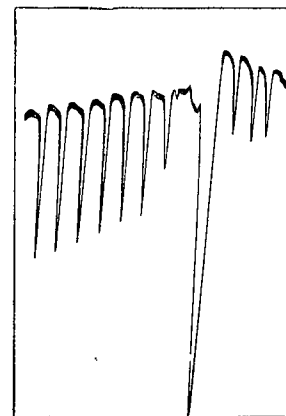


Рис. 59. Увеличение амплитуды ответа как последствие тепловой тетанизации в нерве лягушки

Первые три ответа — норма. Затем прикладывалась короткая тепловая тетанизация и наблюдалось возрастание последовательно полученных ответов после приложения раздражителя первоначальной интенсивности

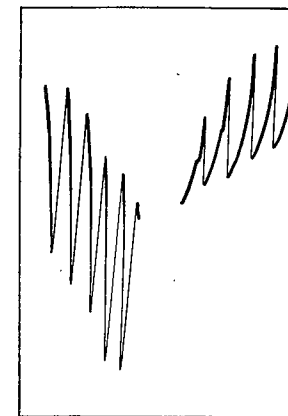


Рис. 60. Превращение ненормального положительного ответа (слева) в нормальный отрицательный ответ после тепловой тетанизации (нерв лягушки)

Опыт 66. Нерв лягушки в субтоническом состоянии отвечает положительным колебанием тока, подобно нерву растения, находящемуся в тех же условиях. После тетанизации ненормальный положительный ответ превращается в нормальный отрицательный (рис. 60).

При электрическом раздражении нерва лягушки Уоллер получил ответы трех различных типов. Первый из них был нормальным отрицательным, второй — двухфазным, а третий — ненормальным положительным ответом. Последний он рассматривает как характеристику высохшего нерва. Он нашел, что нормальный отрицательный ответ подвергается увеличению после тетанизации, в то время как ненормальный положительный ответ высохшего нерва превращается в двухфазный или нормальный отрицательный.

На основании того факта, что уголекислота увеличивает нормальный отрицательный ответ, Уоллер предполагал, что возрастание нормального от-

рицательного ответа после тетанизации и тенденция измененного нерва к восстановлению нормального состояния — результаты гипотетического накопления углекислоты в нервном веществе вследствие метаболизма, сопровождающего возбуждающие ответы. Однако нужно отметить, что образование углекислоты в нерве рассматривается как чрезвычайно сомнительный факт^[23]. Вместе с тем, как уже было показано, все эти разнообразие эффекты объяснимы следующим фактом: проводимость возрастает при постепенном снятии блока раздражением, поэтому совершенно нет необходимости предполагать какое-то гипотетическое накопление углекислоты в возбужденном нерве.

Важные обобщения, которые я старался установить, заключаются в идентичности физиологических механизмов в нервах растения и животного. Эти данные полностью продемонстрированы идентичностью ответов не только в нервах, находящихся в нормальном состоянии, но также в измененных нервах.

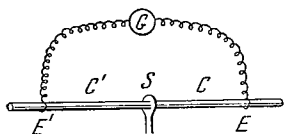
Восприимчивость, проводимость и отзывчивость

Когда на какую-либо точку проводящей ткани действует внешний раздражитель, она воспринимает раздражение и приходит в состояние возбуждения. Затем это возбуждение передается по всей ткани и внешне может проявиться в некоторой отдаленной точке посредством соответствующего ответа — электрического или механического. Таким образом, существует три отчетливых свойства организма, а именно: первое — чувствительность в точке восприятия раздражителя, которую я обозначаю как восприимчивость, второе — способность передачи возбуждения, или проводимость, и третье — проявление возбуждающего эффекта в отдаленной точке, которое я называю отзывчивостью.

Рис. 61. Схематическое изображение баланса проводимости

S — тепловой раздражитель; S и C' — проводящие участки баланса; E и E' — отвечающие точки. Различные возбуждающие электрические эффекты в E и E' регистрировались гальванометром G .

именуемого балансом проводимости (рис. 61). Когда раздражитель достаточной интенсивности приложен в S , возбуждающая волна распространяется по обоим рычагам баланса через участки C и C' и вызывает электродвижущие эффекты в двух точках E и E' . Возбуждающие электрические эффекты в E и E' противоположны, а когда они равны, они уравновешиваются. Поэтому суммирующее отклонение гальванометра приходит к нулю.



Определение изменения проводимости под влиянием химических реагентов

Детальный отчет об исследовании восприимчивости и отзывчивости можно найти в моей названной выше работе^[22]. Здесь я хочу описать некоторые результаты определений изменения проводимости, вызванной действием химических реагентов. Вначале берется уравновешенная запись. Затем на отрезке длиной 1 см в C на правом проводящем участке наносился определенный химический реагент (см. рис. 61). Если действие реагента вызывает возрастание проводимости C , то возбуждение, передаваемое в правой стороне E , будет больше и выведет из равновесия баланс, вызвав при этом окончательный ответ в виде кривой, идущей вверх. И наоборот, ответ в виде кривой, идущей вниз, покажет, что действие реагента вызвало подавление проводимости. Кроме того, можно сравнить относительные эффекты изменения проводимости, вызванные двумя различными реагентами, которые одновременно наносились на одном участке в C , а на другом — в C' .

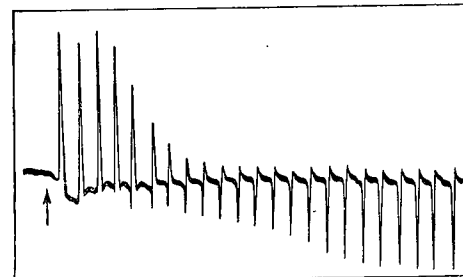


Рис. 62. Фотографическая запись действия 0,5%-ного раствора Na_2CO_3 на проводимость (нерв папоротника)

Опыт 67. В качестве типичного примера я опишу действие 0,5%-ного раствора Na_2CO_3 на проводимость нерва папоротника. Рис. 62 показывает, что произошло сильное и немедленное увеличение проводимости, вызвав ответ в виде кривой, идущей вверх, который был особенно заметен в течение первых четырех минут. Затем эта возросшая проводимость непрерывно уменьшалась и превратилась в растущее угнетение, как показывает увеличивающееся отклонение вниз. Полученная запись заслуживает особого внимания, поскольку она позволяет проникнуть в глубь явления, которое иначе не может быть расшифровано. Высокая проводимость обычно связана с увеличением скорости передачи. Однако можно предположить, что предел передачи зависит от двух различных явлений, которые в своем действии не всегда могут совпадать друг с другом. Иными словами, возрастание проводимости может означать или большую скорость передачи, или большую интенсивность передаваемого возбуждения. Первые четыре ответа (см. рис. 62) показывают вызванное увеличение проводимости на основании того, что они представлены только кривыми, идущими вверх. Однако пятая запись показывает уже заметное отклонение вниз, следующее за отклонением вверх значительной амплитуды. Это свидетельствует о том, что возбуждающее действие достигает правого конца E позднее, чем левого E' , хотя интенсивность

еще остается более значительной. В дальнейшем продолжительное действие реагента уменьшает интенсивность, поэтому двухфазный ответ в конце концов становится чисто однофазным в виде отклонения вниз.

Таким образом, этот метод является единственным средством для того, чтобы различить два отличных друг от друга элемента в проведении, а именно: скорость и интенсивность.

Действие постоянного тока на проводимость

Опыт 68. Выше предпринято специальное исследование действия постоянного тока на изменение нормального проведения возбуждения. Полученные результаты показали, что при слабом токе проведение возрастает, если электрический ток является восходящим, т. е. идет из зоны низкого в зону высокого потенциала, и наоборот, проведение замедляется или совсем исчезает, если ток нисходящий, т. е. идет от зоны высокого к зоне низкого электрического потенциала. Дальнейшее обсуждение этого неожиданного результата приведено в следующей главе.

Выводы

Проводящие пучки папоротника можно легко изолировать. Они включают флоэму — ткань, проводящую возбудительный импульс и, подобно флоэме мимозы, содержащую длинные трубчатые клетки. Изолированный пучок можно использовать для опытов и охарактеризовать как нерв. В изолированном нерве папоротника передаваемый импульс вызывает отрицательное колебание тока подобно животному нерву.

Тетанизация увеличивает проводящую способность как в нерве растения, так и в нерве животного.

Когда нерв находится в субтоническом состоянии, ответ от передаваемого импульса является положительным. Этот ненормальный положительный ответ после тетанизации превращается в нормальный отрицательный.

Характерные ответы растительного и животного нервов, находящихся в нормальном и измененном состоянии, совпадают. Тетанизация обладает одинаковым действием на оба нерва. Эти общие характеристики доказывают, что механизм возбудительного проведения одинаков в обоих нервах.

Баланс проводимости дает возможность точно продемонстрировать действие химических реагентов на проводимость нерва.

Постоянный электрический ток слабой интенсивности увеличивает проводимость при восходящем направлении тока, и наоборот, проведение уменьшается или совершенно исчезает при нисходящем направлении тока.

Глава XII

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ НЕРВНОГО ИМПУЛЬСА

Проблема большой важности, которая привлекала мое внимание в течение нескольких лет, заключается в следующем: проходит ли возбуждение в проводящей ткани лучше по направлению электрического тока или против него. Определенные результаты, полученные с помощью нашего метода баланса проводимости на изолированном нерве папоротника, были так неожиданны, что я предпринял новые исследования на объекте другим методом, который дал удовлетворительные результаты. Исследование было выполнено не только с проводящими тканями мимозы, но также с нервом лягушки¹.

Методика опыта

Скорость передачи в мимозе определялась по механическому ответу листа при помощи нашего резонирующего регистратора, писчик которого настраивался на скорость 10 точек в секунду. После получения записи нормальной передачи две другие записи получали с помощью электрического тока, следующего либо вдоль черешка, либо против направления передаваемого возбуждения.

Установка опыта показана схематично на рис. 63. После присоединения черешка к писчику прикладывается не прямое раздражение приблизительно в 15 мм от листовой подушечки. Раздражитель, электрический удар, дается с помощью скользящей индукционной катушки. Интенсивность удара подбирается при постепенном изменении расстояния между вторичной и первичной катушками до тех пор, пока не будет получен минимально эффективный раздражитель. Постоянный ток подводится к растению с помощью неполяризующихся электродов, расположенных — один на стебле, другой — на кончике подчерешка, на расстоянии друг от друга приблизительно 95 мм. Точка раздражения и отвечающая листовая подушечка расположены на значительном расстоянии от анода или катода, в индифферентном районе, в

¹ The Influence of Homodromous and Heterodromous Current on Transmission of Excitation in Plant and Animal.— Proc. Roy. Soc., B., 1914, vol. 88.

котором не наблюдаются полярные изменения возбуждения. При помощи коммутатора Поля, или переключателя, постоянный ток может быть подключен либо «по», либо «против» направления передачи возбуждения. Передача возбуждения в первом случае будет «нисходящей», а во втором случае «восходящей». Электрическая цепь собрана так, что при наклоне коммутатора вправо передача является «нисходящей», а влево — «восходящей».

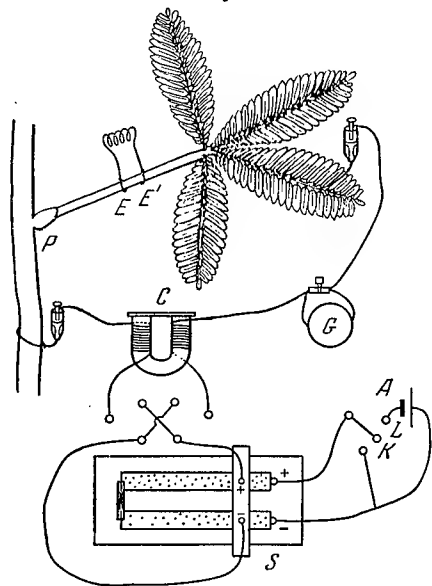


Рис. 63. Прибор для исследования изменения проводимости в мимозе

А — аккумулятор; S — скользящий потенциометр, который с помощью попеременного движения влево и вправо непрерывно увеличивает или уменьшает ЭДС постоянного тока; K — переключатель для включения и выключения постоянного тока без изменения сопротивления; E и E' — электроды индукционной катушки для раздражения; C — дроссель; G — микроамперметр

передаваемый импульс может вызвать увеличение или уменьшение амплитуды механического ответа, определяемого возрастом или убыванием проводимости, вызванных непосредственным действием тока. И, наконец, возрастание или подавление проводимости может быть продемонстрировано неэффективной передачей раздражителя, которая потом становится эффективной, или наоборот.

Найдено, что электрическое сопротивление, создаваемое 95-миллиметровой длиной стебля и черешка, равно 2—3 млн. ом. Сила постоянного тока, проходящего через растение, может быть определена, если разомкнуть ключ, который замыкает микроамперметр G. Дроссель C предотвращает влияние переменного тока, текущего в цепи поляризации и вызывающего прямое раздражение листовой подушечки.

Прежде чем описать экспериментальные данные, необходимо коротко остановиться на вопросе о внешнем признаке, с помощью которого можно оценить проводящую способность. Предположим, что изменение проводимости возникает при изменении скорости распространения или при изменении величины передаваемого возбуждающего импульса. Таким образом, необходимо иметь в распоряжении несколько методов для определения возникающего изменения проводимости. Во-первых, изменение проводимости может быть измерено возникшим изменением скорости передаваемого возбуждения. Во-вторых, пе-

Действие направления тока на скорость передачи

Очень убедительный метод, показывающий влияние постоянного электрического тока на проводимость, заключается в определении изменений, вызванных в скорости передачи направленным действием тока. Необходимо установить истинное время, требуемое для прохождения возбуждения через данную длину проводящей ткани в отсутствие тока при направлении тока «против» и при направлении тока «по» направлению передачи возбуждения. Истинное время получится при вычитании латентного периода листовой подушечки из наблюдаемого интервала между раздражением и ответом. В данном случае латентный период может оставаться не постоянным, а подвергаться изменению при действии поляризационного тока. Уже установлено, что чувствительность листовой подушечки не подвергается изменению, когда она расположена в середине или в индифферентной зоне. Следующие результаты доказывают, что при одних и тех же условиях латентный период также остается без изменений (табл. 1).

Таблица 1

Действие постоянного электрического тока на латентный период *Mimosa*, сек.

Тип опыта	I	II
Латентный период при нормальном состоянии	0,10	0,09
• распространении движения тока справа налево	0,11	0,10
распространении движения тока слева направо	0,09	0,09

Полученные результаты показывают, что приложение тока при данных условиях практически не влияет на латентный период. Существуют небольшие изменения порядка 0,01 сек. Эта величина совершенно незначительна, если общее наблюдаемое время передачи, как в нашем случае, равно приблизительно 2 сек.

Вызванные изменения в скорости передачи

Определив значение латентного периода летом (равно 0,1 сек.), можно приступить к определению влияния направления тока на скорость передачи.

Опыт 69. В этом и в следующих опытах раздражитель в виде индукционного удара, как правило, наносился на черешок на расстоянии 15 мм от листовой подушечки. Регистрирующий писчик совершал 10 вибраций в се-

кунду, поэтому расстояние между двумя последовательными точками равно 0,1 сек. (рис. 64). Средняя запись N нормальная. Видно, что 17 отметок отделяют начало ответа от нанесения раздражителя, поэтому общее время равно 1,7 сек. После вычитания из него латентного периода (0,1 сек.) получим истинное время, равное 1,6 сек. Нормальная скорость определяется путем деления расстояния 15 мм на истинное время 1,6 сек: $V = \frac{15}{1,6} = 9,4 \text{ мм/сек.}$

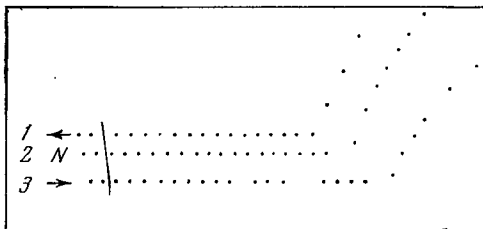


Рис. 64. Запись, показывающая увеличение передачи при «восходящем», или идущем против направления, постоянном токе (верхняя кривая) и замедление скорости передачи при действии «нисходящего», или идущего «по направлению», тока (нижняя кривая)

N — нормальная запись при отсутствии тока; $\leftarrow$ показывает передачу при «восходящем», а $\rightarrow$ — при «нисходящем» токе

механического метода, аналогичны результатам, полученным электрическим методом с помощью баланса проводимости, о чем уже упоминалось.

Таблица 2

Наблюдаемое действие «восходящего» и «нисходящего» токов слабой интенсивности и время передачи возбуждения на расстоянии в 15 мм

Номер	Интенсивность тока, мка	Время при «восходящей» передаче, сек.	Время при «нисходящей» передаче, сек.
1	1,4	1,4	1,6
2	1,4	1,3	1,5
3	1,7	1,2	1,4
4	1,6	1,9	задержка

Эти выводы следующие: прохождение слабого постоянного тока изменяет проводимость возбуждения избирательным образом, а именно — увеличение проводимости происходит тогда, когда направление постоянного тока противоположно направлению передаваемого возбуждения; уменьшение — тогда, когда направление постоянного тока такое же, как и направление передаваемого возбуждения. Результаты, полученные с четырьмя различными образцами, приведены в табл. 2.

Минимальный ток, который вызывает ощутимое изменение проводимости, отчасти изменяется в различных образцах. Средняя величина минимального тока осенью равна 1,4 мка. Действие даже слабого тока можно определить использованием тест-стимула, который будет явно эффективным.

Показав влияние направления тока на скорость передачи, я перейду к описанию другого метода, с помощью которого можно определить вызванное изменение проводимости.

Метод минимального раздражителя

Минимальный раздражитель, применяемый в данном методе, таков, что при нормальных условиях передаваемый импульс дает начало слабому ответу. Если прохождение постоянного тока в данном направлении увеличивает проводимость, то интенсивность передаваемого возбуждения также повышается; минимальный ответ будет стремиться стать максимальным; возбуждение, которое до сих пор передавалось неэффективно, теперь передается эффективно. Наоборот, подавление проводимости выразится в уменьшении или уничтожении ответа. Контрольным раздражителем может служить или одиночный удар — размыкание, или дополнительное действие определенного числа индукционных ударов, чередующиеся элементы которых точно равны и противоположны и которые обеспечиваются быстрой сменой первичного тока при помощи вращающегося коммутатора.

Опыт 70. Экспериментируя таким образом, мы нашли, что импульс, передаваемый против направления постоянного тока, станет эффективным или возрастет. Ток, следующий в том же направлении, что и передаваемый импульс, уменьшает интенсивность передаваемого возбуждения или блокирует его нацело.

Для удобства обозначим токи двух направлений следующими терминами: ток, направление которого совпадает с направлением возбуждения, назовем *гомодромным*, а ток, направленный против движения передачи импульса, — *гетеродромным*.

Последствие гомодромного и гетеродромного токов

Прохождение тока через проводящую ткань в данном направлении вызывает, как уже показано, увеличение проводимости в противоположном направлении. Можно предположить, что это происходит за счет частичного

молекулярного перераспределения, вызванного током, который содействует распространению возбуждающего нарушения в избирательном направлении. С прекращением этой вызванной силы создается обратное действие и наступает временная смена предыдущего молекулярного перераспределения с сопутствующей сменой измененной проводимости. Прямым последствием

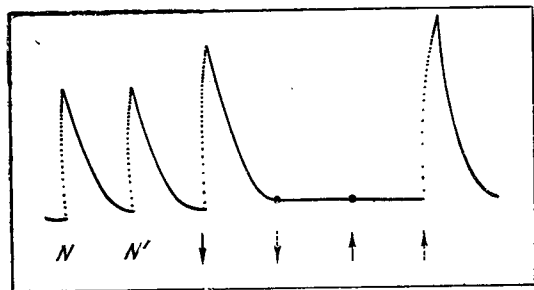


Рис. 65. Прямое действие и последствие прохождения гетеродромного и гомодромного токов (мимоза)

Первые две записи N , N' — норма; $\downarrow$ — возрастание передачи при гетеродромном токе; $\downarrow$ — задержка проведения как последствие гетеродромного тока. Следующая запись $\uparrow$ показывает задержку при гомодромном токе; последняя запись $\uparrow$ — возрастание проведения больше, чем в норме, как последствие гомодромного тока (пунктирные стрелки показывают последствие при прекращении данного тока; $\uparrow$ — гомодромный и $\downarrow$ — гетеродромный токи)

вием тока, текущего в определенном направлении при проводимости, явится, вероятно, кратковременное изменение, знак которого будет противоположным знаком прямого действия. Последствие гетеродромного тока, таким образом, — временное уменьшение, тогда как последствие гомодромного тока — временное увеличение проводимости.

Опыт 71. Эти предположения полностью подтверждаются в следующем эксперименте. Первые два ответа нормальные, но прохождение гетеродромного тока вызывает увеличение ответа. Подавляющее последствие гетеродромного тока делает очередное раздражение неэффективным. Следующая запись, выполненная при прохождении гомодромного тока, показывает уничтожение ответа вследствие возникшего подавления проводимости; последняя запись — последствие гомодромного тока, который вызывает ответ выше нормального (рис. 65). Эти результаты показывают, что последствием, которое вызвано прекращением тока в данном направлении, является кратковременное изменение проводимости, знак которой противоположен знаку проводимости при прохождении тока.

Влияние направления постоянного тока на проводимость нерва животного

Теперь возникает вопрос, вызывает ли электрический ток в какой-нибудь мере избирательное изменение проводимости нерва животного, аналогичное тому, что наблюдается в проводящих тканях растения.

В опытах, которые я описываю, были соблюдены следующие условия: 1) возбуждение не пересекало полярного района и 2) точка раздражения находилась на относительно большом расстоянии от каждого поля. Осуществление последнего условия обеспечивается тем, что точка раздражения располагается в нейтральной зоне.

При выборе объекта для опыта я довольно удачно остановился на лягушках необычайно большого размера, известных как «золотые лягушки» (*Rana tigrina*). Были отпрепарированы позвоночный столб, соединенный с ним нерв, мышца и сухожилие. Электроды постоянного тока прикладывались к крайним точкам позвоночного столба и сухожилия (рис. 66). Приводим размеры различных отпрепарированных тканей в типичном случае: длина позвоночного столба между электродом и нервом 40 мм, длина нерва 90, длина мышцы 50, длина сухожилия 30 мм. Во всех случаях раздражитель прикладывался к нерву в точке между двумя электродами, так что минимальное расстояние от каждого электрода равнялось 100 мм. Таким образом, точка раздражения находилась в индифферентной зоне.

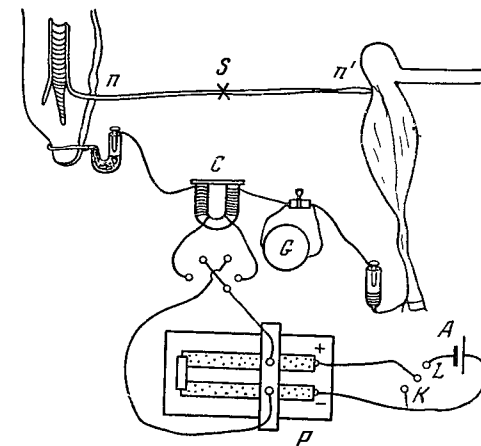


Рис. 66. Экспериментальная установка для изучения влияния прямого действия электрического тока на проводимость нерва лягушки
 n и n' — нервы; S — точка приложения раздражителя в середине или в индифферентном районе

Вызванные изменения скорости передачи в нерве животного

Поразительные доказательства влияния направления постоянного тока на проводимость в растении были представлены возникшим изменением скорости передачи. В равной степени поразительные результаты я получил с нервом лягушки.

Опыт 72. Опыты, описываемые ниже, были выполнены при холодной погоде. Следующие записи (рис. 67), полученные с помощью миографа-маят-

ника, показывают действие направления постоянного тока на время передачи через данную длину нерва. Латентный период — постоянный; изменения в записи показывают действительные изменения скорости проведения. Средняя запись — норма в отсутствие постоянного тока. Верхняя запись, отмеченная стрелкой, направленной влево, показывает влияние гетеродромного тока на уменьшение времени передачи и, таким образом, возрастание скорости по сравнению с нормальной. Нижняя запись, отмеченная стрелкой вправо, показывает влияние гомодромного тока на замедление скорости по сравнению с нормальной. Было найдено, что очень слабый гетеродромный ток достаточен, чтобы вызвать значительное возрастание скорости, которая вскоре достигает предела. Для того чтобы вызвать замедление скорости, необходим относительно сильный гомодромный ток. В табл. 3 приводятся результаты нескольких опытов.

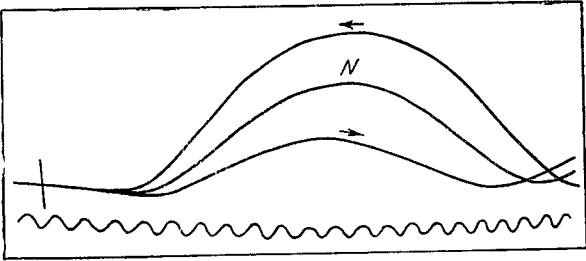


Рис. 67. Действие постоянного электрического тока на изменение скорости передачи в нерве животного (лягушка) *N* — норма; верхняя запись показывает возрастание, а нижняя — замедление скорости передачи при действии, соответственно, гетеродромного и гомодромного тока

Таблица 3

Действие гетеродромного и гомодромного токов слабой интенсивности на скорость передачи

Образец	Сила гетеродромного тока, мка	Ускорение по отношению к норме, %	Сила гомодромного тока, мка	Замедление по отношению к норме, %
1	0,35	16	1,0	20
2	0,7	13	1,5	19
3	0,8	18	2,0	14
4	0,8	11	2,0	13
5	1,0	18	2,5	12
6	1,5	15	3,0	40

Изменение интенсивности передаваемого возбуждения

В следующем методе исследования вызванное изменение интенсивности передаваемого возбуждения по нерву выводилось из изменения амплитуды

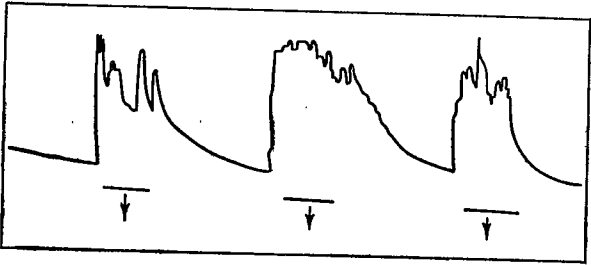


Рис. 68. Неэффективно передаваемый солевой тетанус, который становится эффективным при действии гетеродромного тока, обозначенного стрелками, направленными вниз (нерв лягушки)

ответа мышцы. Тест-стимул субмаксимальной интенсивности прикладывался на середину нерва, где постоянный ток не вызывает изменения возбудимости. Раздражение производилось либо одиночным ударом, либо суммированным действием определенного числа равнопеременных ударов, или химическим раздражителем.

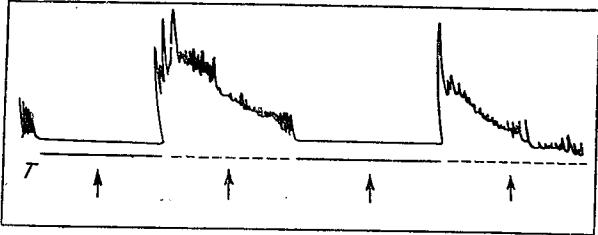


Рис. 69. Непосредственное действие и последствие гомодромного тока

Передача возбуждения (солевой тетанус) задерживается при действии гомодромного тока, отмеченного непрерывной линией; при прекращении тока (отмечено пунктирной линией) происходит временное увеличение передачи выше нормы (нерв лягушки)

Опыт 73. При действии слабого гетеродромного тока передаваемое возбуждение всегда возрастает, независимо от формы раздражения (рис. 68). Гомодромный ток, наоборот, тормозит, или блокирует, возбуждение (рис. 69).

Последствие гетеродромного и гомодромного токов

С прекращением прохождения тока в растительной ткани вызывается временное изменение проводимости, противоположное по знаку тем изменениям, которые непосредственно вызваны током (см. опыт 71). Аналогичное обнаружено и в случае животного нерва. Я приведу типичную картину прямого действия и последствия гомодромного тока при солевом тетанусе.

Опыт 74. В этом опыте проходит достаточно большой промежуток времени после обработки нерва солью, поэтому мышца в ответ на передаваемое возбуждение проявляет неполный тетанус *T*. После этого прикладывается гомодромный ток, в результате возникает полный блок проведения и исчезновение тетануса. Постепенно гомодромный ток уменьшается до нуля соответствующим движением скользящего потенциометра. Последствие гомодромного тока видно по временному возрастанию передаваемого возбуждения, которое продолжается приблизительно 40 сек. В дальнейшем восстанавливается нормальная проводимость. Повторение опыта дает такие же результаты (см. рис. 69).

Приведенные данные типичны для очень большого числа экспериментов, в которых неизменно присутствует только что описанное характерное явление. Следовательно, установлено, что при слабом или умеренном токе проводимость возрастает, когда направление возбуждения и направление постоянного тока противоположны, и подавляется, или блокируется, когда направление возбуждения и направление постоянного тока совпадают. При сильном токе нормальный эффект претерпевает реверсию.

Таким образом, видно, что у растения и у животного существует точный параллелизм в изменениях проводимости, вызванных направлением постоянного тока. Объяснения можно считать неудовлетворительными, если они неприемлемы в обоих случаях. Теперь растению можно создать такие экспериментальные условия, что фактор изменения чувствительности полностью устраняется. Различные эффекты, проявляемые растительной тканью, всецело зависят от изменения проводимости. Параллельное явление, наблюдаемое при передаче возбуждения в нерве животного, может поэтому также зависеть от вызванных изменений проводимости. Влияние электрического тока на возникновение изменения проводимости можно свести в следующие законы, которые в равной мере применимы к проводящей ткани растения и к нерву животного.

Законы изменения нервного проведения при действии постоянного тока:

1. Прохождение тока вызывает изменение проводимости, зависящее от направления и интенсивности тока.

2. При слабой интенсивности гетеродромный ток увеличивает, а гомодромный ток подавляет проведение возбуждения.

3. Последствием слабого тока является временное изменение проводимости, противоположное по знаку тому изменению, которое вызывается прохождением тока.

Выводы

Изменение проводимости, вызванное прямым действием постоянного тока, исследовалось двумя различными методами: 1) методом, в котором нормальная скорость и вызванные изменения регистрировались автоматически; 2) методом, в котором изменения интенсивности передаваемого возбуждения оценивались изменением амплитуды окончательного ответа.

Действия направления и интенсивности постоянного электрического тока на передачу возбуждения через проводящую ткань растения можно суммировать следующим образом.

Скорость передачи возбуждения возрастает, когда слабый ток имеет противоположное направление, и убывает, когда их направления совпадают. Слабый гетеродромный ток увеличивает проводимость, а гомодромный ток подавляет ее.

Неэффективная передача возбуждения становится эффективной при гетеродромном токе. Эффективная передача возбуждения становится неэффективной при действии гомодромного тока.

Последствием раздражающего тока является временное изменение проводимости, знак которой противоположен знаку, возникающему при прохождении тока. Таким образом, последствием гетеродромного тока является подавление, а последствием гомодромного тока — увеличение проводимости.

Характерные изменения проводимости в нерве животного, вызванные направлением и интенсивностью постоянного тока, идентичны изменениям, вызванным в проводящей ткани растения.

Приведенные выше характерные явления претерпевают реверсию при интенсивности постоянного тока выше определенной критической величины.

Глава XIII

СЛОЖНОСТЬ ПОДВИЖНОГО ОРГАНА

Эффект передаваемого импульса у растений с подвижными листьями проявляется в механическом ответе листовой подушечки. Следовательно, необходимо получить ясное представление об анатомической и физиологической характеристике листовой подушечки, которая является высокоорганизованным органом. В данной главе ограничимся краткой характеристикой листовой подушечки *Mimosa pudica*; более подробно этот вопрос будет освещаться в последующих работах [24].

Анатомия черешково-подушечного соединения

Продольный разрез черешка и листовой подушечки, воспроизведенный с фотографии, дан на рис. 70; в нем необходимо отметить следующие особенности. Два главных пучка, верхний и нижний (так же как два боковых пучка, не показанных на рисунке), отделенные друг от друга в черешке, в листовой подушечке сближаются и соединяются. Сердцевина вследствие этого уменьшается, а паренхима коры пропорционально увеличивается. Замечателен тот факт, что цилиндр защитной склеренхимы, который тянется по всей длине черешка и листовой подушечки, одревесневает в черешке, а в листовой подушечке, как показали обычные микрохимические пробы, не одревесневает. Значение неодревесневшего цилиндра склеренхимы подушечки, очевидно, в том, что он позволяет органу быстро двигаться в ответ на раздражение.

Точной линии разграничения между черешком и листовой подушечкой нельзя определить даже при микроскопическом исследовании. Клетки коры черешка незаметно переходят в клетки коры листовой подушечки. Однако нами открыт метод, с помощью которого можно определить линию границы с предельной ясностью¹.

¹ Physiological and Anatomical Investigations on the Conducting and Motor Tissue of *Mimosa pudica*.— Proc. Roy. Soc., B., 1925, vol. 98, Aug.

Как уже было показано, флоэма является проводником возбуждения и, таким образом, функционирует как нерв. В каждом узле находится две флоэмы: одна — наружная, а другая — внутренняя. Эти нервные волокна четырех пучков встречаются в листовой подушечке и образуют почти непрерывное кольцо. Позднее мы покажем, что эти нервные окончания в листовой подушечке остаются функционально различными.

Четыре эффектора в листовой подушечке

Обычно листовую подушечку рассматривают как орган, состоящий из двух функциональных частей — верхней и нижней, которые совершают прямолинейные ответные движения вверх и вниз. В действительности орган является более сложным, поскольку он дает другие характерные определенные ответы. В дополнение к движению вверх и вниз листовая подушечка выполняет левые и правые повороты, т. е. вращение по часовой и против часовой стрелки, в зависимости от того, какая сторона органа подвергается раздражению. Таким образом, подвижной орган состоит из четырех эффекторов для выработки четырех ответов различных типов.

Регистратор вращения

Записи вращательных ответов получают следующим образом. Чтобы исключить действие веса листа и получить чистое кручение, черешок поддерживают изогнутой стеклянной трубкой с гладкой внутренней поверхностью, которая предотвращает движение вверх или вниз, но в то же время не препятствует вращательному движению. Вращение увеличивается L-образным отрезком алюминиевой проволоки, прикрепленной к черешку таким образом, что его свободный рычаг находится под прямым углом к черешку. Этот свободный конец соединен шелковой ниткой с коротким плечом

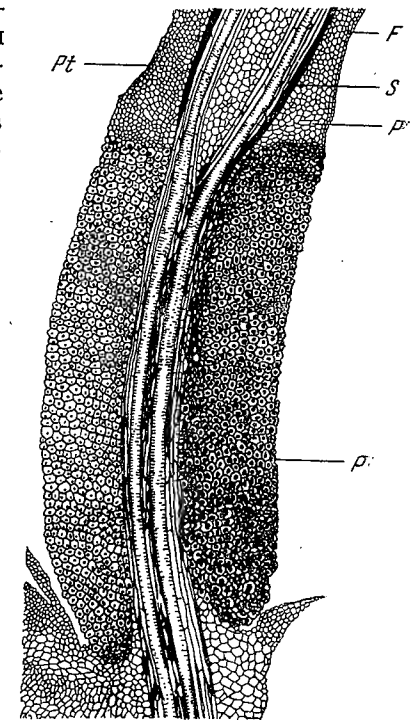


Рис. 70. Продольный срез черешка и подушечки, проходящий через верхний и нижний сосудистые пучки

F — сосудистый пучок, который встречается с другим пучком в подушечке; *S* — защитный цилиндр склеренхимы, одревеснение которого проходит только через черешок; *P* (сверху) — сердцевина, исчезающая в подушечке; *Pt* — черешок, клетки которого остаются неокрашенными; *P.* — сокращающиеся сильно окрашенные клетки подушечки (*Mimosa pudica*)

пишущего рычага, тем самым обеспечивая увеличение вращательного движения: вращение влево дает кривую, идущую вверх, а вращение вправо — кривую, идущую вниз. Запись сделана колеблющимся регистратором; последовательные точки наносятся через определенные интервалы времени, которые можно изменять согласно требованиям. Подобную аппаратуру можно

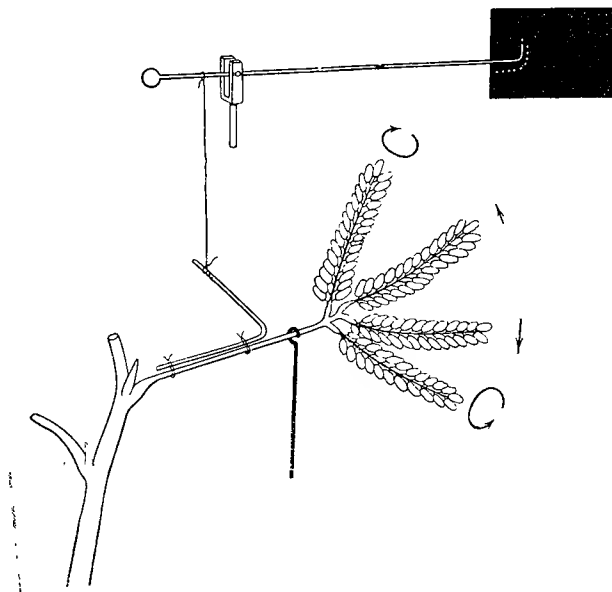


Рис. 71. Регистратор вращения

Раздражение левой стороны подушечки вызывает вращение против часовой стрелки, а раздражение правой стороны — вращение по часовой стрелке

использовать для получения записей движения листа вверх и вниз, когда изогнутый держатель остается, а короткое плечо рычага присоединяется ниткой прямо к черешку (рис. 71).

Квадранты листовой подушечки

Квадранты, или эффекторы, представлены в виде диаграммы на рис. 72. Предполагается, что наблюдатель стоит перед листом и смотрит на стебель. Два квадранта налево и направо пронумерованы цифрами 1 и 4; соответственно нижний квадрант пронумерован цифрой 2, а верхний — 3. Когда световое раздражение действует на верхний квадрант 3, ответом является

прямолинейное движение вверх; когда свет действует на нижний квадрант 2' снизу, то ответом является более энергичное движение вниз. Раздражение квадранта 1 или 4 вызывает вращательное движение.

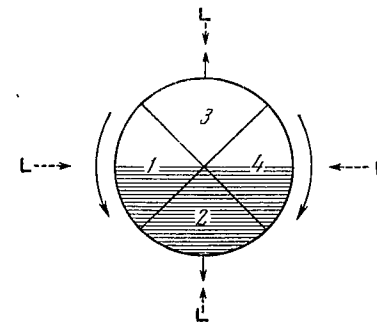


Рис. 72. Схематичное изображение квадрантов и их характерных ответов

Пунктирные стрелки указывают направление падающего света, а сплошные — ответное движение. Нижняя половина подушечки заштрихована

Боковое раздражение светом

Опыт 75. *Эффект раздражения левого квадранта.* Когда луч света, брошенный на листовую подушечку сбоку, пронизывает квадрант 1, ответом служит вращательное движение против часовой стрелки. Он показан на рис. 73 в виде кривой, идущей вверх. Восстановление происходит после прекращения действия света.

Опыт 76. *Эффект раздражения правого квадранта.* При изменении направления раздражения, при котором свет действует на правый квадрант 4, ответом служит вращение по часовой стрелке. Он показан в виде кривой, идущей вниз (нижняя запись на рис. 73). Интенсивность света в этом случае оказалась сильнее, и поэтому амплитуда ответа была относительно большей.

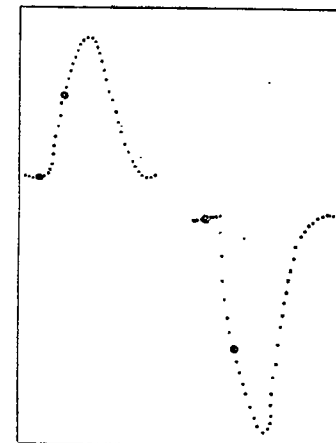


Рис. 73. Записи ответа вращения при раздражении левого и правого квадрантов

Боковое раздражение другими реагентами

Опыт 77. *Действие теплового излучения.* Источником теплового излучения служил отрезок платиновой проволоки, нагреваемой электрическим током. Раздражение левой стороны вызывает вращение против часовой стрелки; раздражение правой стороны — вращение по часовой стрелке.

Опыт 78. *Геотропическое раздражение.* Посредством соответствующего наклона левая сторона 1 листовой подушечки подвергалась действию силы тяжести вертикального направления. Ответ был против часовой стрелки, или левовращающим. Когда подобным образом раздражалась противоположная сторона, ответ был правовращающим.

При рассмотрении рис. 72 становится ясно, что во всех случаях ответное вращение таково, что менее возбудимая верхняя половина органа обращается в сторону раздражения. Подобное ответное вращение проявляется не только у листовой подушечки, но и у всех анизотропных органов.

Закон ответного вращения:

Анизотропный орган, возбуждаемый латерально любым раздражителем, подвергается вращению, при котором менее возбудимая сторона обращается к раздражителю.

Равновесие вращения

Луч света, падающий на левую сторону листовой подушечки мимозы вызывает вращение против часовой стрелки. Если второй луч бросить на правую сторону, то он вызовет вращение по часовой стрелке. Два вращения, суммарное действие которых определяется эффективным раздражением двух сторон, становятся противоположными друг другу. Листовая подушечка, таким образом, может служить тонким индикатором, при помощи которого можно сравнивать интенсивность двух раздражений.

Опыт 79. *Сравнение фототропических ответов на свет различного цвета.* Параллельный луч света от небольшой ламповой дуги пропускаться через голубое стекло и падал на левую сторону листовой подушечки. Луч голубого света направлялся на противоположную, правую сторону; интенсивность луча света подбиралась таким образом, что суммарное вращение равнялось нулю. Затем голубое стекло слева убиралось и белый свет беспрепятственно падал на левую сторону. Это нарушало равновесие, и суммарное вращение направлялось против часовой стрелки, т. е. более эффективным раздражением является раздражение белым светом. Вставленное с левой стороны красное стекло нарушило равновесие на этот раз в противоположном направлении. Это доказывает, что фототропический эффект голубого света больше, чем красного.

Таким путем можно сравнить эффекты тропизма одного способа раздражения с другим, отличным от него, например, фототропическое раздражение с геотропическим. Создается возможность для разнообразных исследований, благодаря этому очень чувствительному методу баланса вращения¹.

¹ Life Movements in Plants, p. 505 et seq.

Сложные боковые и вращательные движения при вертикальном освещении

Очень сложные движения выполняются листочками различных растений при действии вертикального освещения. Например, листочки *Cassia alata* в темноте латерально закрыты. При умеренном рассеянном освещении они раскрываются в латеральном направлении. Но при сильном вертикальном освещении листовая подушечка проявляет вращение, при котором

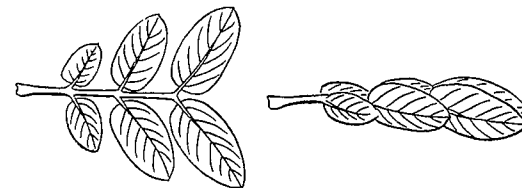


Рис. 74. Листочки *Cassia alata*, открытые днем и закрытые вечером

поверхность листочков, ранее обращенная внутрь, поворачивается под прямым углом к свету сверху (рис. 74). Такие сложные движения в двух направлениях выполняются и другими листочками, которые ночью латерально закрыты.

Для объяснения этих сложных движений при различной интенсивности света необходимо раскрыть характерные различия в возбудимости двух половин листовой подушечки.

Определение различных возбудимостей листочковой подушечки. В листочках *Cassia* открывающее движение при раздражении рассеянным светом может быть вызвано только сокращением наружной половины, которая поэтому должна быть более возбудимой. Это продемонстрировано ее реакцией на электрический удар. При действии на полузакрытые листочки диффузным электрическим раздражением они открываются в латеральном направлении. Таким образом, взаимное расположение неравновозбудимых половин подушечек *Cassia* отличается от расположения неравновозбудимых половин в главной листовой подушечке мимозы. В последней листовая подушечка делится пополам по горизонтали с более чувствительной нижней половиной, тогда как листочковая подушечка у *Cassia* делится по вертикали с более чувствительной наружной половиной. Под нижней стороной подразумевается та половина, которая становится внутренней, когда листочки закрыты.

Действие сильного вертикального света. Когда растение помещается в умеренно освещенную комнату, листочки раскрываются латерально до предела. Это осуществляется сокращением более чувствительной наружной половины подушечки. Если сверху на растение бросить сильный свет, возникает новое движение, а именно: вращение, при котором листочки поворачиваются своей внутренней поверхностью под прямым углом к вертикаль-

ному свету. Чтобы более детально изучить это явление, растение помещалось в хорошо освещенную комнату, листочки открывались на $\frac{3}{4}$ того, что было при рассеянном свете. К листочку прикреплялась очень легкая стрелка для увеличения последующего вращательного движения. Сильный луч параллельного света от ламповой дуги был брошен сверху на листочковую подушечку. Он попадал на место соединения более возбудимой наружной половины с менее чувствительной внутренней половиной органа (как уже объяснялось, орган разделен вертикально на две неравных по возбудимости половины). Листочки поворачивались таким образом, чтобы поставить скрытую до сих пор поверхность под прямым углом к падающему свету. В дальнейшем становится ясно, что при латеральном раздражении по-разному возбудимый орган подвергается вращению, при котором менее чувствительная половина поворачивается к раздражителю.

Как подтверждено опытом, сильный свет, направленный *снизу*, вызывает противоположное вращение, при котором внутренняя поверхность поворачивается вниз, располагаясь под прямым углом к свету, падающему снизу.

В естественных условиях солнечный свет падает сверху. Таким образом, раздражение возникает в месте соединения двух различно возбудимых вертикальных половин органа. Менее возбудимая внутренняя сторона поворачивается таким образом, что внутренняя поверхность листочков располагается перпендикулярно к падающему свету.

Выводы

Листовая подушечка мимозы физиологически состоит из четырех различных эффекторов, характеризующихся различными ответными движениями листа. Верхний и нижний квадранты отвечают на прямое раздражение прямолинейным движением вверх и вниз соответственно. Левый квадрант отвечает вращением против часовой стрелки, правый — по часовой стрелке.

Закон вращательного движения состоит в следующем: анизотропный орган, возбуждаемый латерально любым раздражением, вращается так, что его менее возбудимая сторона поворачивается к раздражителю.

Баланс вращения допускает одновременное сравнение тропических эффектов двух различных форм раздражения.

Глава XIV

ДВОЙНОЕ ГЕЛИОТРОПИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

Листья растений различным образом приспособляются к падающему свету. Гелиотропическое неподвижное положение принимается растением посредством изгибов и вращений двигательного органа, которым может быть листовая подушечка или черешок, действующие как диффузная подушечка. В некоторых случаях двигательный орган может быть одновременно и воспринимающим и отвечающим. В других органах лопасть листа оказывает направляющее действие: воспринимающая пластинка и двигательный орган отделяются друг от друга промежуточным расстоянием. Это направляющее действие пластинки наблюдалось Фехтингом у *Malva verticillata*, Габерландтом у *Begonia discolor* и у некоторых других растений. Необходимо отметить, что эта характерная реакция не устраняет возможность двигательного органа прямо воспринимать раздражители. В нервно-мышечном препарате мышца возбуждается и непрямым, и прямым раздражением. При гелиотропическом приспособлении листьев в уже упомянутых случаях световые раздражения действуют прямо и непрямо; не прямое раздражение ведет к возникновению импульса, передаваемого от воспринимающей пластинки. Это в общих чертах может быть сформулировано так: грубое приспособление листьев выполняется прямым, а более тонкое — непрямым раздражением.

Большинство листьев принимает гелиотропическое неподвижное положение таким образом, что пластинки вентральной поверхностью располагаются под прямым углом к источнику света. Прямое раздражение ведет к возникновению до сих пор неизвестного передаваемого импульса. Нет сколько-нибудь удовлетворительного объяснения физиологическому ответу, который сопровождает это движение. Предполагают, что гелиотропическое положение листьев явно благоприятно, поскольку обеспечивает растению максимум освещения. Но такие телеологические соображения не дают объяснения определенному физиологическому ответу. Более того, неверно, как я покажу в этой главе, что существует что-то, присущее раздраженному растению, что заставляет лист располагаться перпендикулярно к источнику света.

Явление двойной гелиотропичности изучено не только у «чувствительных», но и у обычных растений. Будет показано, что ответы в обоих случаях по существу идентичны. Объектом для первого типа растений служила *Mimosa pudica*, а для последнего — *Helianthus annuus*.

Общее представление о явлении двойной гелиотропичности

Прежде чем излагать экспериментальные данные, опишем проявление двойной гелиотропичности у мимозы и подсолнечника. Фотография первой представлена на рис. 75, а. Растение, выращенное в горшке, было обращено на север, а не к солнечному свету. Видно, что листья, обращенные прямо к



Рис. 75. Двойное гелиотропическое регулирование положения листьев
а — у *Mimosa pudica*; б — у *Helianthus annuus*; в — у другого образца *Helianthus* (с фотографий)

свету, поднялись и разместились так, что подчерешки с их листочками находятся под прямым углом к наиболее сильному освещению. Одновременно боковые листья подвергаются вращению, листочки поворачиваются перпендикулярно к свету. Нужно упомянуть, что черешки справа и слева вращались в противоположные стороны. После принятия такого положения горшок с растением поворачивался на 180°. Это вызвало новый поворот в течение 20 мин., при котором все листочки еще раз становились под прямым углом к свету. Новый поворот делает необходимым полную смену предыдущих движений и вращений. Такое совершенное приспособление лучше всего вызывается при ярко освещенном небе, чем при прямом солнечном свете.

Рис. 75, б показывает гелиотропическое приспособление листьев подсолнечника, выросшего возле стены, освещаемой с западной стороны. Это приспособление по существу аналогично тому, что мы видим у мимозы. Боковые листья 1 и 3 подвергаются соответственно правому или левому вращению, так что листовые пластинки своей вентральной поверхностью располагаются под прямым углом к свету. Лист 2 поднимается, располагая свою пластинку перпендикулярно к свету. Способствующим фактором является сгибание стебля, что ведет к положительному гелиотропическому изгибу, который помогает подъему листа 2. Тот же самый изгиб часто вызывает заметное снижение листа 4. Когда стебель привязан к колышку, сгибание его предотвращается и лист 2 поднимается только вследствие своей гелиотропической реакции, но при этом наблюдается небольшое (или вовсе не наблюдается) снижение противоположного листа.

Следующая фотография (рис. 75, в) воспроизводит гелиотропический изгиб и приспособление растения подсолнечника, которое выросло на открытом пространстве. Утром растение изгибалось к востоку, и все листья проявляли соответствующие движения и вращения. После полудня растение изгибалось к западу, все первоначальные приспособления и вращения полностью изменились в обратном направлении. Растение продолжало проявлять эти чередующиеся колебания день за днем до тех пор, пока движения не прекратились с возрастом.

Механический ответ, зависящий от различной возбудимости

Уже объяснялось, что вследствие различной возбудимости верхней и нижней половин подушечки диффузное раздражение вызывает ответное опускание листьев мимозы. Теперь я покажу, что подобная реакция обнаруживается у подсолнечника.

Опыт 80. У подсолнечника черешок действует как двигательный орган, верхняя половина которого относительно менее чувствительна. Диффузное раздражение электрическим ударом вызывает ответное опускание листьев с последующим восстановлением при прекращении раздражения. Таким образом, полученные записи ответов очень похожи на записи ответов листьев мимозы, только у подсолнечника эти ответы протекают относительно медленнее и сокращение не так продолжительно, как у мимозы. Различие между двумя ответными реакциями, однако, только по степени, а не по качеству.

Ответ на раздражение верхней и нижней половин органа

Подушечки мимозы реагируют на воздействие света сверху сокращением верхней, или вентральной, половины и растяжением нижней, или дорзальной, половины. Таким образом, лист выпрямляется и движение к свету может

быть названо как положительный гелиотропизм. Листочки прикреплены к подчерешкам, и, таким образом, они поворачиваются к свету. При сильном и продолжительном солнечном свете возбуждение передается через подушечки, вызывая, во-первых, нейтрализацию, а затем обратное, или отрицательное, движение, ведущее к сокращению более чувствительной нижней половины органа. Это объясняет тот факт, что гелиотропическое приспособление менее совершенно при сильном солнечном освещении, чем при рассеянном свете.

Опыт 81. Аналогичная реакция получена с подсолнечником. Здесь черешок действует как вытянутая подушечка [26]. Воздействие света сверху вызывает выпрямительное движение; свет, направленный снизу, вызывает более энергичное движение вниз. Поскольку поперечная проводимость черешка мала, положительный гелиотропический ответ, вызванный освещением сверху, редко превращается в отрицательный.

Механизм гелиотропических изгибов

Сейчас можно назвать немного работ о механизме изгибов, при помощи которых стебель подсолнечника поворачивается в направлении света [26]. Все формы раздражения, включая свет, вызывают уменьшение тургора с последующим сокращением и задержку скорости роста на раздраженной стороне. Но это не единственный фактор, вызывающий положительный изгиб. Я показал, что, в то время как прямое раздражение проксимальной стороны стебля вызывает уменьшение тургора и сокращение, при непрямом действии на дистальную сторону, его влияние совершенно противоположно, а именно: наблюдается возрастание тургора и растяжение. Таким образом, положительный изгиб обуславливается комбинированным действием прямого раздражения, с одной стороны, и непрямого — с другой. Я уже продемонстрировал вызванное возрастание тургора на дистальной стороне в опыте со стеблем мимозы (стр. 76). Световое раздражение было приложено в точку, прямо противоположную движущемуся листу, который своим движением указывает на изменение тургора; вызванное возрастание тургора определялось выпрямлением листа, а уменьшение тургора — опусканием листа. Таким образом, было найдено, что воздействие света в точку одной стороны стебля вызвало возрастание тургора в диаметрально противоположной точке, что отмечалось выпрямительным движением листа (см. рис. 33).

Рецептор, проводник и эффектор

Нервная система растения может рассматриваться как сравнительно простая. В связи с эволюцией нервной системы животного предполагается, что сокращающаяся ткань, или мышца, возникла первой как независимый эффектор и что нерв развивался вторично вместе с мышцами как средство быстрого приведения их в действие; что рецептор, или чувствительный орган, сам по себе не может быть полезен организму, так же как и нерв или нерв-

ный центр, тогда как мышечная клетка, или эффектор, полезна, если она может раздражаться непосредственно.

В растениях ясно проявляются эти различные этапы. Так, в листе *Erythrina indica* и в конечном листочке *Desmodium gyrans* подушечки являются независимыми эффекторами: гелиотропическое движение бывает только тогда, когда непосредственно раздражаются подушечки. Освещение листовой пластинки не дает эффекта: связующее нервное звено отсутствует или функционально неэффективно. У мимозы и у подсолнечника промежуточная нервная сеть является эффективной, и листочки или листья служат рецепторными органами. Габерландт показал, что во многих случаях клетки эпидермиса листа имеют линзообразную форму для усиления восприятия света. Он справедливо заметил, что «в зоологической терминологии органы, связанные с восприятием внешнего раздражения, всегда были известны как чувствительные, даже среди низших животных и в тех случаях, когда не ясно, являются ли эти органы ответственными за ощущение в психологическом смысле. Поэтому не только позволительно, но даже необходимо в интересах согласованности применять термин чувствительный орган к аналогичным структурам в растениях»¹. Так как нервные реакции у животных и растений по существу одинаковы, медлительность в полном признании этого факта будет задерживать развитие науки. Я покажу в настоящей главе некоторые поразительные эффекты в растениях, которые на первый взгляд, несомненно, могут показаться очень неожиданными, но которые можно просто объяснить как результат нервных реакций, обычно рассматриваемых как особо характерное свойство животного. Я представлю доказательства, что в растениях существуют определенные нервные связи между рецептором и эффектором и что в растениях есть хорошо развитая система иннервации, посредством которой «положение» растительного органа приспособляется к случайным раздражениям.

Определенная иннервация двигательного органа

Я объяснил в предыдущей главе, что подушечка мимозы является высокоорганизованным органом, в котором четыре различных квадранта функционируют так же, как многие различные эффекторы. При прямом раздражении верхнего квадранта светом наблюдается ответное движение вверх, при прямом раздражении нижнего квадранта — движение вниз. Раздражение левого квадранта вызывает левое вращение, а правого — правое вращение.

Характерные реакции каждого квадранта при прямом раздражении могут быть также получены при непрямом раздражении соответствующего подчерешка. Совершенно очевидно, что здесь существует определенная нервная связь между каждым подчерешком и соответствующим квадрантом подушечки. Характерные ответы одинаковы при любом способе раздражения —

¹ G. H a b e r l a n d t. Physiological Plant Anatomy. English translation, 1914, p. 572.

механическом, электрическом или световом. Однако необходимо принять во внимание, что раздражение должно быть не слишком сильным, поскольку действие чрезмерного раздражения становится диффузным и вызывает опускание листа с преобладанием сокращения нижней половины подушечки. Электрическое раздражение тетанизирующими электрическими ударами имеет то преимущество, что интенсивность может быть уменьшена до любой желательной величины. Световое раздражение можно осуществить падающим светом от дуговой лампы на отдельный подчерешок, интенсивность раздражения при этом увеличивается продолжительностью освещения. Раздражение светом менее эффективно, чем раздражение электрическими ударами, и ответ от раздражения светом поэтому соответственно слабее. Несколько подчерешков будут отмечены определенными цифрами, считая слева; предположим, что наблюдатель располагается лицом к центральному стеблю. Подчерешки 1 и 4 — крайние, а 2 и 3 — промежуточные.

Характерные движения листа при раздражении нескольких подчерешков

Опыт 82. *Ответ на электрическое раздражение подчерешков 1 и 4.* Подчерешок 1 раздражался умеренно слабыми электрическими раздражителями небольшой продолжительности. Ответом было *левое вращение* листа, представленное кривой, идущей вверх. Ответ был вызван в короткое время и прекращался с удалением раздражителя. Следующим раздражался подчерешок 4. Он давал аналогичный ответ, но уже с *правым вращением*, представленный кривой, идущей вниз (рис. 76, E).

Опыт 83. *Ответ на световое раздражение подчерешков 1 и 4.* Чтобы продемонстрировать, что различные способы раздражения оказывают одинаковое действие, подчерешок 1 раздражался направленным на него сильным лучом света от электрического фонаря. Ответ был, как в предыдущем случае, левовращающим; раздражение подчерешка 4 вызывало вращение вправо (рис. 76, L).

Опыт 84. *Раздражение подчерешков 2 и 3.* Ответные движения листа, вызванные световым раздражением двух промежуточных подчерешков 2 и 3, были следующими: раздражение подчерешка 2 вызвало быстрое опускание листа с последующим возвращением в первоначальное положение после прекращения освещения. Раздражение подчерешка 3 дало начало относительно медленному движению вверх; освещение в этом случае должно быть продолжительным для того, чтобы получить умеренную амплитуду ответа.

Действие прямого и непрямого раздражения может быть суммировано следующим образом:

1. Прямое раздражение левого квадранта, или эффектора 1, вызывает вращение против часовой стрелки; не прямое раздражение, переданное от подчерешка 1, оказывает то же действие.

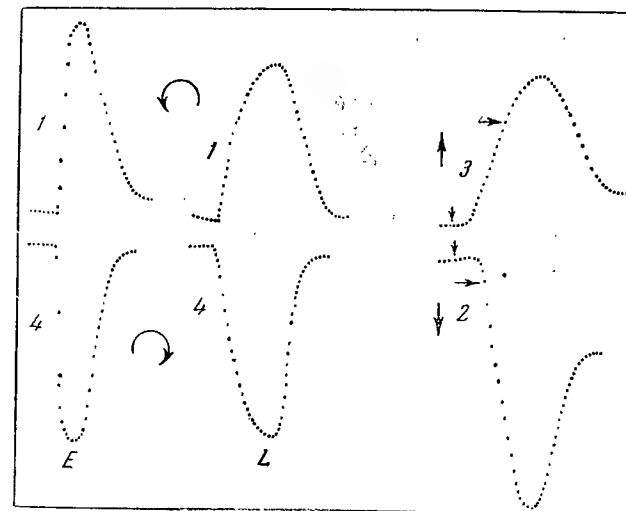


Рис. 76. Запись ответов листа на раздражение некоторых подчерешков *Mimosa pudica*

E — вращательный ответ при электрическом раздражении. Раздражение подчерешка 1 вызывает левое вращение (кривая вверх); раздражение подчерешка 4 вызывает вращение вправо (кривая вниз); L — подобный вращательный ответ при раздражении светом. Записи справа показывают прямолинейные ответы, вызванные раздражением подчерешка 2 (быстрое движение вниз) и подчерешка 3 (медленное движение вверх)

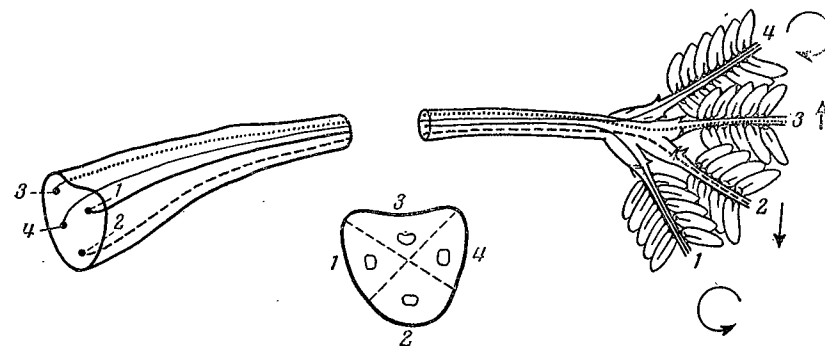


Рис. 77. Путь к подушечке четырех нервных нитей из четырех подчерешков (*Mimosa pudica*)

Нижний рисунок — схематический разрез подушечки с ее четырьмя эффекторами. Эффекторы 1 и 4, которые дают начало левому и правому вращению, находятся соответственно в нервной связи с подчерешками 1 и 4. Нижний эффектор 2 связан с подчерешком 2; ответ — быстрое движение вниз. Верхний квадрант 3 связан с подчерешком 3; ответ — медленное движение вверх

2. Прямое раздражение нижнего эффектора 2 вызывает прямолинейное движение вниз; подобный эффект получается при непрямом раздражении, переданном от подчерешка 2.

3. Прямое раздражение верхнего эффектора 3 вызывает прямолинейное движение вверх; подобный эффект получается при непрямом раздражении, переданном от подчерешка 3.

4. Прямое раздражение правого эффектора 4 вызывает вращение по часовой стрелке; подобный эффект получается при непрямом раздражении, переданном от подчерешка 4.

Эти результаты доказывают, что существует определенная нервная связь между каждым подчерешком и соответствующим ему квадрантом, или эффектом, в подушечке, поэтому периферийное раздражение вызывает ответ, характерный для каждого квадранта при прямом раздражении (рис. 77). Нервная связь между периферией и центром также продемонстрирована опытами, описанными в следующей главе (см. опыт 85).

Регулирование положения листа в пространстве передаваемым нервным возбуждением

Установив характерную иннервацию подушечки, попытаемся дать удовлетворительное объяснение двойному гелиотропическому положению листа при периферийном раздражении подчерешка светом.

Когда на листочки правого подчерешка действует вертикальный свет, соответствующая подушечка отвечает вращением вправо. Листочки на подчерешке свисают подобно многочисленным флагам; количество света, поглощаемого ими, значительно сокращается. Это состояние неблагоприятно для растения, но является неизбежной физиологической реакцией, которая определяет движение. Однако, когда два подчерешка 1 и 4 подвергаются воздействию света одинаковой интенсивности, два суммарных вращения уравновешивают друг друга. Если при этом уравновешенном состоянии уменьшить интенсивность света, падающего на левый подчерешок 1, введением куска бумаги, равновесие тотчас же нарушается, результатом чего является вращение вправо. Следовательно, латеральное приспособление листа осуществляется за счет двух подчерешков 1 и 4, расположенных снаружи.

Равновесие регулирования положения вверх или вниз совершается в ответ на раздражение, передаваемое двумя средними подчерешками. Ясно, что равновесие возможно только тогда, когда вся листовая поверхность (состоящая из четырех подчерешков, несущих листочки) равномерно освещается. Это возможно в том случае, если листовая поверхность полностью перпендикулярна падающему свету. Лист регулирует положение в пространстве координированным действием четырех рефлексов. Таким образом, двойное

гелиотропическое положение листьев является результатом действия определенных нервных импульсов, возникающих в воспринимающей области и передающихся различным эффекторам на расстояние¹.

Выводы

Показано, что в определенных листьях гелиотропическое приспособление осуществляется передачей нервных импульсов от воспринимающего органа к моторному. Существует преемственность между ответом чувствительного и обычного растения. Первое представлено *Mimosa pudica*, второе — *Helianthus annuus*. Механический ответ осуществляется за счет различной возбудимости верхней и нижней половин двигательного органа. Нижняя половина более чувствительна. Местное раздражение верхней половины органа вызывает выпрямительное движение; раздражение нижней половины — быстрое опускание.

Гелиотропический изгиб стебля вызывается комбинированным эффектом ответов сокращения проксимальной стороны и расширения дистальной стороны.

Подушечка у *Mimosa pudica* может рассматриваться как состоящая из четырех эффекторов; при прямом раздражении левого эффектора ответ вызывает вращение против часовой стрелки, а ответ правого эффектора — по часовой стрелке. Верхний и нижний эффекторы отвечают прямолинейным движением вверх и вниз.

Характерные ответы, описанные выше, возникают также при непрямом раздражении. Четыре эффектора отвечают на возбуждение, передаваемое от четырех соответствующих подчерешков при их раздражении. Окончательный ответ определяется характерной реакцией определенного эффектора.

Раздражение светом листочков подчерешка 1 дает начало возбуждающему импульсу, который по достижении левого эффектора вызывает вращение влево. Раздражение листочков подчерешка 4 вызывает противоположное вращение вправо. Освещение листочков подчерешка 2 вызывает движение вниз; освещение листочков подчерешка 3 — движение вверх. Лист, таким образом, регулирует положение в пространстве координированным действием четырех рефлексов. Равновесие наступает тогда, когда листовая поверхность находится перпендикулярно к падающему свету.

Двойное гелиотропическое регулирование положения листа, например *Mimosa pudica*, осуществляется характерными ответами нескольких эффекторов на передаваемый нервный импульс, возникший в воспринимающем районе листовой пластинки.

¹ Более подробное объяснение см.: The Dia-Heliotropic Attitude of Leaves as Determined by Transmitted Nervous Excitation.— Proc. Roy. Soc., B., 1922, vol. 93, p. 153.

Глава XV

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА В МИМОЗЕ И ПРЕВРАЩЕНИЕ АФФЕРЕНТНОГО ИМПУЛЬСА В ЭФФЕРЕНТНЫЙ

Определенная иннервация четырех квадрантов листовой подушечки *Mimosa pudica* была продемонстрирована в предыдущей главе. Одновременно было показано, что нерв от подчерешка 1 ведет в левый квадрант; подчерешок 2 находится в нервном соединении с самым нижним квадрантом; центральное нервное окончание подчерешка 3 находится в верхнем квадранте, и, наконец, нерв подчерешка 4 оканчивается в правом квадранте.

Нервное соединение между центром и периферией

Мне удалось в дальнейшем независимым методом показать нервную связь между каждым квадрантом и соответствующим подчерешком. Метод заключался в изучении действия раздражения каждого из четырех нервных окончаний, включенных в четыре квадранта листовой подушечки. В опыте 19 было показано, что *поверхностный* царапающий раздражитель, приложенный к чувствительной коре, вызывает сокращение и опускание листа без возбуждения включенных нервных окончаний. Можно раздражать отдельно каждый из четырех квадрантов путем введения тонкого острого булавки до соприкосновения с нервным окончанием. После небольшой практики легко ощущается момент, когда булавка коснется сосудистого пучка, содержащего нерв. Уже объяснено, что сосудистые пучки в центре срастаются в непрерывное кольцо, в котором нервы, однако, остаются функционально обособленными.

Опыт 85. Когда нервное окончание в левом квадранте 1 осторожно раздражается, возникает возбуждающий импульс, который, проходя наружу, вызывает закрытие листочков только на подчерешке 1. Раздражение нерва в нижнем квадранте 2 вызывает такой же ответ в подчерешке 2. Аналогичное раздражение нервных окончаний в квадранте 3 и 4 вызывает соответствующие ответы в подчерешках 3 и 4. В табл. 1 приводится обзор 40 различных опытов — по 10 опытов с раздражением каждого нервного окончания. Время передачи найдено измерением интервала между приложением раздражителя

и закрытием внутренней пары листочков на каждом подчерешке. Расстояние, пройденное импульсом, складывалось из длины черешка *плюс* очень короткая длина подчерешка. Длина черешка не была одинакова в различных случаях; время передачи выводилось в среднем из 10 различных опытов (табл. 1).

Таблица 1
Время передачи импульса от центра к периферии

Раздражение центрального окончания	Число опытов	Ответ	Время передачи, сек.
Левый квадрант нерва 1	10	1-го подчерешка	25
Нижний » » 2	10	2-го »	24
Верхний » » 3	10	3-го »	24
Правый » » 4	10	4-го »	23

Из таблицы видно, что среднее значение времени передачи равно 24 сек. Во второй серии опытов средняя величина времени передачи равнялась 22 сек. Следовательно, время передачи центробежного импульса от центра к первой паре листочков в подчерешке приблизительно 23 сек. И наоборот, можно определить время передачи центростремительного импульса в черешке, возникшего при периферийном раздражении. Умеренно сильный электрический раздражитель прикладывается посередине того или другого подчерешка. Возбудительный импульс распространяется к центру. Вследствие интенсивности передаваемого возбуждения оно не остается локализованным в том или другом квадранте, а становится диффузным и вызывает опускание листа. Время передачи измеряется интервалом между закрытием самой внутренней пары листочков на раздраженном подчерешке и последующим опусканием листа.

Подробный отчет о результатах дается в табл. 2 (стр. 142); средняя величина времени центростремительной передачи через черешок *плюс* короткий участок подчерешка равна 21 сек. Принимая во внимание различный способ раздражения и различные партии растений, можно отметить, что между временем передачи в этом опыте и временем передачи в предыдущей серии опытов наблюдается замечательное совпадение.

Превращение афферентного импульса в эфферентный

Уже было показано, что минимальный раздражитель, приложенный к одному из четырех подчерешков, дает начало «входящему» импульсу, который вызывает характерный ответ в соответствующем квадранте листовой подушечки. Импульс не иррадирует в какой-то мере дальше, а остается локализованным.

Когда интенсивность раздражителя возрастает, выявляется новая и значительная категория явления, к описанию которой мы сейчас приступаем. Основной опыт 86. Короткий участок середины подчерешка 1 раздражался в течение 1 сек. тетанизирующим индукционным током умеренной интенсивности. Возбудительный импульс, перемещаясь через длину черешка и являясь входящим, или центростремительным, достигает листовой подушечки и вызывает опускание листа. Рейка, обитая ватой, располагается на 5 мм ниже черешка для предотвращения опускания листа. *После прибытия входящего импульса к листовой подушечке, он отражается в виде уходящего импульса*, который достигает подчерешка 2, в результате чего наступает очередное опускание его листочков. Входящий импульс, вызванный раздражением подчерешка 1, достигает центрального окончания нерва 1 в листовой подушечке. Одновременно показано (опыт 85), что раздражение центрального окончания нерва 2 дает начало уходящему импульсу, вызывающему ответ в подчерешке 2. В данном случае центральное окончание нерва 2 не раздражалось прямо; он мог возбуждаться только косвенно — импульсом, который достигал центрального окончания нерва 1 в результате периферийного раздражения подчерешка 1. Аfferентный импульс может иррадиировать от центрального окончания нерва 1 к окончанию нерва 2 и таким образом создавать дугу; *отраженный импульс теперь перемещается вдоль нового пути в уходящем направлении*. Это есть *рефлекторная дуга* в мимозе. Входящий импульс от периферийного рецептора может описываться по-разному: центростремительный, аfferентный, или «сенсорный»; отраженный, уходящий, импульс можно обозначать как центробежный, эfferентный, или «моторный». Значения слов, взятых в кавычки, будут коротко разобраны.

В описываемом опыте время передачи аfferентного импульса от внешней пары листочков подчерешка 1 до листовой подушечки 18 сек., в то время как время передачи эfferентного импульса практически через то же самое расстояние было около 3 сек. Было найдено, что *скорость эfferентного импульса во всех случаях больше, чем скорость аfferентного*. Относительно высокая скорость проведения в эfferентном направлении является более заметной, когда учитывается общее расстояние, по которому проходят аfferентный и эfferентный импульсы. Естественно предположить, что импульс должен задерживаться с увеличением расстояния, по которому он проходит. Но в то время как первичный аfferентный импульс перемещается до некоторой степени медленно во входящем направлении, после отражения по новому пути его скорость возрастает по крайней мере в шесть раз.

Существенное сходство нервного импульса у растения и у животного продемонстрировано предыдущими опытами. Изучение рефлекторной дуги в мимозе крайне интересно, поскольку оно проливает свет на соответствующее явление у животного. Мимоза действительно имеет определенные уникальные преимущества. Момент прибытия аfferентного, или «сенсорного», импульса легко обнаруживается механическим ответом главной листовой поду-

шечки в центральном окончании, который служит для регистрации скорости аfferентного импульса. Промежуток времени между опусканием листа и закрытием самой внутренней пары листочков подчерешка 2 позволяет определить скорость эfferентного импульса. Но так как скорость нервного импульса в мимозе приблизительно в 1000 раз меньше, чем у животного, то любое изменение в скорости аfferентного или эfferентного импульса легко обнаруживается, что практически невозможно заметить у животного [27].

Локализация рефлекторной дуги

Нервный пучок от подчерешка 1 тянется вдоль черешка к центральному окончанию или к окончанию листовой подушечки. Волна возбуждения в нерве 1 может переходить латерально в нерв 2 в самом черешке, минуя более длинное путешествие, включающее достижение волной листовой подушечки и затем возвращение. Существуют ли какие-нибудь доказательства того, что импульс действительно выбирает более длинный путь? Обнаружено, что при нормальных условиях отраженный импульс возникает *после* прибытия аfferентного импульса в листовую подушечку. Существует определенная последовательность событий: сначала — проявление периферийного возбуждения от раздражения подчерешка; затем — проведение импульса к листовой подушечке, что сигнализируется опусканием листа; и, наконец, прибытие отраженного эfferентного импульса на периферию. Средняя величина времени, необходимая для двойного путешествия импульса вверх и вниз по черешку (получено из большого числа опытов), приблизительно равна 24 сек. (см. табл. 2, стр. 142). Если бы аfferентный импульс переходил моментально по достижении черешка, тогда общее время должно составлять не более нескольких секунд. Причина прохождения импульсом более длинного расстояния заключается в том, что существует два возможных пути и импульс следует по линии наименьшего сопротивления. Как уже объяснялось, нервные пучки в черешке отделены друг от друга, тогда как в листовой подушечке они входят в теснейшее соприкосновение. Преимущество короткого пути через черешок более чем уравновешено высоким сопротивлением, возникающим при прохождении через зону недостаточно проводящей ткани, которая расположена между нервными пучками. Следовательно, при обычных условиях возбуждение переходит от одного нерва к другому только в центральных окончаниях листовой подушечки.

Иррадиация возбуждения

Две возможные теории можно предложить для объяснения причины перехода возбуждения в центральном окончании с одного нерва на другой. Передача может рассматриваться либо как результат влияния возбужденной листовой подушечки, либо приписываться растеканию, или иррадиации, от одного нервного окончания к другому.

Относительно первого взгляда можно отметить, что поскольку отраженный импульс обычно проявляется после опускания листа, то можно думать, что возбуждение передается от нерва 1 к нерву 2 через возбудимую листовую подушечку. Однако выше было показано (опыт 19), что в то время как возбудительный импульс может пройти от нерва к сокращающейся ткани, он не сможет продолжить движение в противоположном направлении от сокращающейся ткани к нерву. Следующий опыт, показывающий наличие отражения импульса даже после потери листовой подушечкой способности сокращаться, доказывает, что ответ моторных клеток не связан с эфферентным импульсом.

Опыт 87. *Постоянство отражения импульса после уничтожения сократимости моторных клеток.* Уже объяснялось, что способность к сокращению в листовой подушечке временно уничтожается при поглощении чрезмерного количества воды. Таким образом, когда листовая подушечка становится неподвижной, афферентный импульс, который достигает ее, не может вызвать опускания листа, но он тем не менее отражается как эфферентный импульс. Следовательно, ясно, что нет причинной связи между сокращением листовой подушечки и отражением импульса. В связи с этим эфферентный импульс может быть обусловлен наличием рефлекторной дуги. Иррадиация от одного нервного окончания к другому возможна как при сокращенной, так и при несокращенной листовой подушечке.

Относительная чувствительность различных двигательных органов

Поскольку при обнаружении возбудительного импульса использовались самые разнообразные двигательные органы *Mimosa pudica*, необходимо сказать несколько слов об их относительной чувствительности. Очень слабый раздражитель вызывает закрытие листочков. Латентный период подушечки листочков настолько мал, что составляет доли секунды; их чувствительность, кроме того, не легко подвергается изменению при неблагоприятных условиях. Возбудимость главной листовой подушечки не так велика; она подвергается внешним воздействиям — таким, как падение интенсивности дневного света, которое вызывает уменьшение ее чувствительности. В очень влажные дни, во время дождей, тургор органа становится чрезмерным и поэтому возникает относительная нечувствительность. Уменьшение чувствительности листовой подушечки любым из указанных способов может вызвать такое увеличение латентного периода, что листочки закроются даже до опускания листа. Все эти отклонения от нормы можно избежать, если выбрать для наблюдения нормальных эффектов сильное растение и светлый и теплый день. Вторичная листовая подушечка подчерешка малочувствительна. Например, импульса умеренной интенсивности, возбуждающего главную листовую подушечку в центре и чувствительные листочки на периферии, недостаточно, чтобы вызвать какое-нибудь движение вторичной листовой поду-

шечки, которая находится между двумя реагирующими элементами. Только при сильном раздражителе значительной интенсивности этот орган проявит какое-либо ответное движение. Такое соотношение бывает в осенний период, когда было выполнено большинство опытов. Возбудимость вторичной листовой подушечки возрастает летом, особенно в теплый и ясный день. Вскоре я покажу искусственные способы, которыми можно увеличить их чувствительность.

Отраженные импульсы при раздражении различных подчерешков

Я приступаю к описанию рефлекса, возникающего при раздражении второго, третьего и четвертого подчерешков. Типичные результаты, описанные ниже, получались при различных способах раздражения. Можно пользоваться тепловым раздражением, но оно не может поддерживаться постоянным в последующих опытах. Естественно, для количественных исследований лучшим способом раздражения является индукционный ток. Характерные эффекты раздражения различных подчерешков могут, конечно, наблюдаться при использовании в каждом случае нового растения, но наиболее интересно получить все характерные эффекты с одним листом. Это возможно, когда используется такое сильное растение, которое не будет проявлять утомление в течение довольно долгого времени исследования. Необходимо так подобрать условия, чтобы свет и температура оставались постоянными. В ясный день около полудня такие условия остаются совершенно неизменными при температуре 30—31° С (август). В безоблачный день опыты выполнялись в застекленном помещении, защищенном только с севера. В облачный, пасмурный день растение помещалось в лабораторию и освещалось светом постоянной интенсивности от электрической лампы накаливания в 500 свечей.

Опыт 88. *Раздражение индукционным током.* Использовался раздражитель интенсивностью немного выше минимальной, которая сохранялась постоянной для всех опытов этой серии. Продолжительность раздражения 1 сек. Время передачи незначительно укорачивалось при более сильной интенсивности раздражителя и возрастало, когда черешок был длиннее. В настоящей серии интенсивность раздражителя оставалась постоянной и длинна черешка, вдоль которого перемещался импульс, была практически всегда одинаковой.

Опыт 89. *Действие раздражения на подчерешок 1.* Раздражение подчерешка 1 дает начало одиночному отраженному импульсу, который вызывает закрытие листочков только на подчерешке 2. Время передачи афферентного импульса равнялось 18 сек., в то время как эфферентного только 2 сек.

Опыт 90. *Действие раздражения на подчерешок 2.* Афферентный импульс достигал листовой подушечки подчерешка через 23 сек., а отраженный импульс был не одиночным, а двойным. Через 4 сек. после отражения в листовой

подушечке два импульса вызывают закрытие листочков на подчерешках 1 и 3. Скорость эфферентного импульса, как и в предыдущем случае, значительно выше, чем афферентного.

Опыт 91. *Действие раздражения на подчерешок 3.* Отраженный импульс в этом случае также был двойным: один из двух эфферентных импульсов вызывает ответ в подчерешке 2, а другой — в подчерешке 4. Время передачи афферентного импульса равнялось 20 сек., а эфферентного — 3 сек. Скорость уходящего импульса была в шесть раз выше, чем у входящего (табл. 2).

Таблица 2

Время передачи афферентного и эфферентного импульсов

Действие раздражения индукционным током	Природа отраженного импульса	Время передачи афферентного импульса, сек.	Время передачи эфферентного импульса, сек.	Отношение двух скоростей
Подчерешок 1	Одиночный; отвечает подчерешок 2	18	2	1 : 9
Подчерешок 2	Двойной; отвечают подчерешки 1 и 3	23	4	1 : 5,8
Подчерешок 3	Двойной; отвечают подчерешки 2 и 4	20	3	1 : 6,6
Подчерешок 4	Одиночный; отвечает подчерешок 3	24	3	1 : 8
В среднем		21	3	1 : 7

Опыт 92. *Действие раздражения на подчерешок 4.* Афферентный импульс после отражения дает начало одиночному эфферентному импульсу, как и в случае раздражения подчерешка 1. Эфферентный импульс вызывает закрытие листочков только на подчерешке 3. Время передачи для афферентного импульса — 24 сек., для эфферентного — 3 сек.

Обратите внимание на рис. 78, из которого будет легче и яснее понять основные результаты.

Соотношение между афферентным и эфферентным импульсами

Теперь можно попытаться дать полное объяснение характерным эффектам, вызванным периферийным раздражением определенных подчерешков (см. рис. 78). Окончания различных нервов, как уже было объяснено, входят в теснейшее соприкосновение в листовой подушечке. Вследствие этого установлены следующие соотношения между афферентным и эфферентным импульсами в четырех подчерешках: а) нервное окончание 1 тесно соприкасается с нервным окончанием 2. Афферентный импульс, вызванный раздраже-

нием подчерешка 1, передается в центр от нервного окончания 1 к нервному окончанию 2. Следовательно, эфферентный импульс вызывает ответ листочков на подчерешке 2; б) нервное окончание 2 является промежуточным между нервными окончаниями 1 и 3. Афферентный импульс, возникающий в подчерешке 2, иррадирует в нервы 1 и 3; поэтому образуется два эфферентных импульса, которые вызывают ответ в подчерешках 1 и 3; в) нервное окончание 3 занимает промежуточное положение между нервными окончаниями 2 и 4, поэтому афферентный импульс в нервном окончании 3 дает начало двум отраженным импульсам, которые вызывают ответ в подчерешках 2 и 4; г) наконец, нервное окончание 4, находящееся справа, соприкасается только с нервным окончанием 3, поэтому отраженный импульс — одиночный. Эфферентный импульс проводится нервом 3 и вызывает ответ только в подчерешке 3.

Важным заключением из опытов, описанных выше, является существование рефлекторной дуги в листовой подушечке. В равной степени значителен и тот факт, что эфферентный импульс намного быстрее, чем афферентный. Время передачи последнего через длину черешка (в среднем 30 мм) и короткого участка подчерешка (2 мм) приблизительно 21 сек. Но было найдено, что в среднем величина скорости передачи в черешке равна 16 мм/сек (гл. VI). Поэтому время передачи (21 сек.) афферентного импульса должно казаться ненормально высоким — приблизительно 2 сек. или около этого, поскольку расстояние передачи равно 32 мм. Я сейчас покажу, что эта аномалия — только кажущаяся, а не реальная. Когда определяют нормальную скорость передачи в черешке, то раздражитель накладывается на определенную точку *самого черешка*. При определении времени передачи аффе-

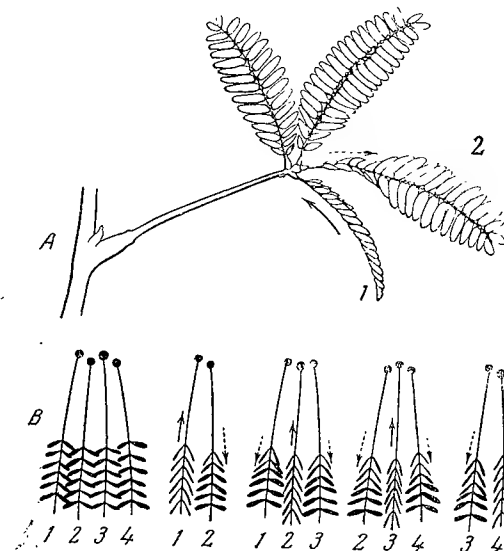


Рис. 78. Отраженные импульсы, вызванные раздражением отдельных подчерешков

А — умеренное раздражение подчерешков 1 и 4 дает начало эфферентному импульсу, который вызывает опускание листа (не показано на рисунке). Афферентный импульс превращается в эфферентный (после отражения в центре и вызывает ответ листочков на подчерешке 2. Афферентный импульс представлен непрерывной стрелкой, а эфферентный — пунктирной. В — схема, иллюстрирующая связь четырех нервных окончаний в подушечке и ответы листочков на одиночный отраженный импульс при раздражении подчерешков 1 и 4 и на два отраженных импульса при раздражении подчерешков 2 и 3

рентного импульса раздражитель накладывался на подчерешок; поэтому возбуждение должно было пройти через дополнительную длину подчерешка, проводимость которой почти в 10 раз меньше, чем в черешке. Кроме того, интенсивность возбуждения значительно ослабляется за время прохождения через подчерешок. Это уменьшение интенсивности вместе с прохождением добавочного расстояния подчерешка и объяснит сравнительно большое количество времени, необходимое для передачи афферентного импульса.

Мне удалось уменьшить время передачи афферентного импульса исключением промежуточной длины подчерешка; это сделано в следующем опыте.

Опыт 93. Возбудимость листовой подушечки подчерешка мимозы значительно возрастает при благоприятных условиях сезона и теплым летом, когда она быстро отвечает на раздражение боковым движением, а также за счет высушивания (см. стр. 63). Нанесение глицерина на вторичную листовую подушечку, а также на первый и второй подчерешок вызывает заметное увеличение возбудимости. При раздражении проксимальный электрод вторичной катушки помещался на вторичной листовой подушечке первого подчерешка, а второй электрод — в его середину. Импульс перемещался назад и вызывал опускание листа; отраженный импульс перемещался назад и вызывал латеральное движение вторичной листовой подушечки второго подчерешка. Таким образом, потеря времени, вследствие прохождения через короткую длину подчерешка, исключалась. Результаты трех типичных опытов приводятся ниже.

I. Длина черешка = 21 мм

$t_1 = 1,5$ сек; $V_a = 14$ мм/сек

$t_2 = 0,5$ сек; $V_e = 42$ мм/сек

II. Длина черешка = 22 мм

$t_1 = 2,0$ сек; $V_a = 11$ мм/сек

$t_2 = 0,5$ сек; $V_e = 44$ мм/сек

III. Длина черешка = 51 мм

$t_1 = 3,0$ сек; $V_a = 17$ мм/сек

$t_2 = 1,0$ сек; $V_e = 51$ мм/сек

Время передачи афферентного импульса обозначается через t_1 , эфферентного — t_2 , V_a — скорость афферентного и V_e — скорость эфферентного импульсов.

Результаты, описанные выше, показывают: 1) когда промежуточная длина подчерешка исключается, время передачи афферентного импульса уменьшается до величины, соответствующей скорости импульса в черешке; 2) эфферентный импульс перемещается в три раза быстрее, чем афферентный. В действительности, даже быстрее. Однако простым визуальным наблюдением невозможно провести количественного измерения с высокой степенью точности, требующего измерения долей секунды.

Очень перспективный метод измерения времени по показанию механического ответа вторичного черешка является, к несчастью, неподходящим для продолжительного опыта; длительное нанесение глицерина вызывает уменьшение возбудимости во вторичной листовой подушечке.

Выводы

Определенная нервная связь между нервным окончанием в каждом квадранте листовой подушечки в центре и соответствующим подчерешком на периферии демонстрируется локализованным центральным раздражением.

Слабое периферийное раздражение дает начало характерному ответу в соответствующем квадранте листовой подушечки. Но когда интенсивность периферийного раздражения становится достаточной, входящий, или афферентный, импульс, достигая листовой подушечки, отражается по новому пути, будучи уже эфферентным. Рефлекторная дуга образуется в центре.

Скорость эфферентного импульса во всех случаях гораздо выше, чем афферентного.

Описанные опыты показывают, что рефлекторная дуга локализована в центральном окончании. Раздражение подчерешка 1 или подчерешка 4 дает начало одиночному отраженному импульсу; раздражение подчерешка 2 или подчерешка 3 дает начало двум отраженным импульсам. Эти характерные явления объясняются взаимным соотношением определенных нервных окончаний в листовой подушечке.

Глава XVI

ОТДЕЛЬНЫЕ ПРОВОДЯЩИЕ НЕРВЫ ДЛЯ СЕНСОРНОГО И МОТОРНОГО ИМПУЛЬСОВ И «ПОТЕРЯННОЕ ВРЕМЯ» В РЕФЛЕКСЕ

В нерве животного проведение распространяется в обоих направлениях; следовательно, можно заключить, что одно и то же нервное волокно может проводить сенсорный импульс от периферии к центру, а моторный импульс от центра к мышце. Однако полагают, что это не так, а что в одиночном нервном стволе имеются два типа волокон, изолированных друг от друга, одно из которых выполняет афферентные, а другое эфферентные функции.

В черешке мимозы сенсорный и моторный импульсы, по-видимому, также проводятся одним и тем же нервом. Раздражение подчерешка 1 дает начало афферентному, или сенсорному, импульсу вдоль нерва 1, который после отражения в центре становится эфферентным, или моторным, импульсом вдоль нерва 2. Кроме того, подчерешки 1 и 2 взаимозаменяемы; внешний раздражитель может быть приложен к подчерешку 2 вместо подчерешка 1, тогда нерв 2 проводит сенсорный импульс, в то время как нерв 1 проводит моторный, или эфферентный, импульс. Таким образом, может показаться с первого взгляда, что высокая специализация, наблюдаемая в разделении сенсорных и моторных элементов в одном и том же нервном стволе у животных не достигает такой дифференциации в нерве растения.

Подробное обсуждение результатов выявило, однако, определенные значительные различия между афферентным и эфферентным импульсами. Эти различия привели к заключению, что импульсы могут передаваться различными путями. *Под афферентным, или сенсорным, импульсом подразумевают особый импульс, который генерируется внешним раздражителем и который превращается в эфферентный, или моторный, в рефлекторной дуге в центре. Эфферентный импульс поэтому можно охарактеризовать как отраженный.* Отмечается различие в скорости двух импульсов: эфферентный импульс в 6—7 раз быстрее, чем афферентный. Возьмем конкретный пример: подчерешок 1 раздражается, время передачи к центру вдоль нерва 1 равно 18 сек., но когда импульс становится эфферентным после отражения, он проходит

вдоль нерва 2 в течение 3 сек. Теперь раздражается подчерешок 2; афферентный импульс в нерве 2 затрачивает 23 сек. на прохождение к центру вместо 3 сек., затрачиваемых эфферентным импульсом на прохождение того же самого расстояния. *Следовательно, здесь, возможно, имеются два проводящих элемента в одном и том же нервном волокне, один из которых проводит эфферентный, или моторный, импульс, а другой — афферентный, или сенсорный, импульс, причем скорость первого обычно в шесть раз больше, чем скорость второго.*

Наличие двух особых проводящих нервов в том же самом сосудистом пучке серьезно подтверждается следующими наблюдениями:

1. Микроскопическое наблюдение (рис. 9, 11, 12) показывает две отдельные флоэмы: одну снаружи, а другую внутри ксилемы.

2. Исследование при помощи электрического зонда показало наличие двух различных нервных импульсов: один проводился внешней, а другой внутренней флоэмой (рис. 56).

Доказательство существования отдельных проводящих элементов будет полным, если выяснится, что в одном и том же сосудистом пучке внешняя флоэма проводит импульс медленнее, а внутренняя флоэма быстрее. Что это так, продемонстрирует следующий опыт.

Опыт 94. Я раздражал последовательно внешнюю и внутреннюю флоэму нерва 3, который расположен в верхнем квадранте листовой подушечки; нерв 3, как вы помните, оканчивается в подчерешке 3 на периферии. Передаваемый импульс, генерируемый в центре, как обычно, проявлялся закрытием первой пары чувствительных листочков. Было найдено, что после нанесения раздражителя в виде поверхностных царапин на внешнюю флоэму время передачи к 3-му подчерешку равнялось 22 сек. После восстановления листочков второе раздражение производилось введением булавки глубже, до достижения внутренней флоэмы; вновь найденная скорость значительно увеличилась: время передачи уменьшилось до 3 сек. *Следовательно, внутренняя флоэма является проводящей тканью для более быстрого импульса.* Я провел десять опытов с различными образцами и получил однотипные результаты, представленные в табл. 1 (номера от 1 до 10 обозначают опыт),

Таблица 1

Различные значения времени передачи импульса внешней и внутренней флоэмой, сек.

Типы раздражений	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Среднее
Раздражение внешней флоэмы	22	20	28	18	26	19	18	30	20	24	22
внутренней флоэмы	3	4	4	3	4	4	3	4	3	4	3,6

Замечательно, что среднее время передачи афферентного и эфферентного импульсов (представленные в приведенной выше таблице), вызванных в центре, так близко совпадает с результатами, полученными при периферийном раздражении (табл. 2, гл. XV). Данные многочисленных опытов, выполненных различными методами, показывают, что скорость во внутренней флоэме в 6—7 раз выше, чем в наружной. Результаты различных способов исследования направлены на то, чтобы показать, что афферентный, или сенсорный, импульс проводится внешней, а эфферентный, или моторный, импульс — внутренней флоэмой.

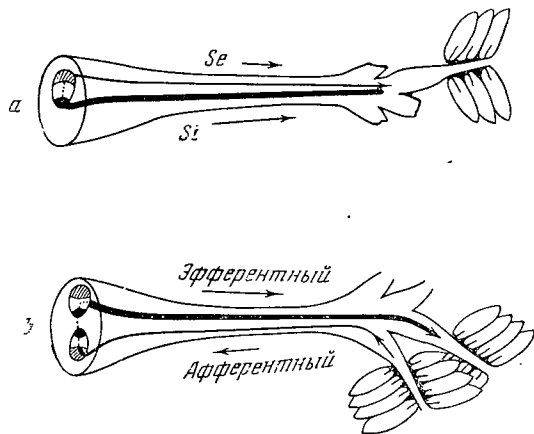


Рис. 79. Схематическое изображение передачи импульсов, вызванных раздражением наружной и внутренней флоэмы

а — раздражение наружной флоэмы (светлая штриховка) поверхностным уколом вызывает слабый выходящий импульс Se ; более глубокий укол возбуждает внутреннюю флоэму (черная штриховка) и дает начало более быстрому импульсу Si ; наружное флоэмное волокно представлено тонкой линией, а внутренняя флоэма — толстой; длина стрелки показывает различные скорости; б — медленный афферентный импульс при раздражении подчережки 1 проходит по наружной флоэме нервного волокна 1 во внутреннюю флоэму и затем переходит во внутреннюю флоэму нервного волокна 2; ускоренный эфферентный импульс, переданный по внутренней флоэме, вызывает ответ подчережки 2

Из результатов указанных опытов видно, что описательные термины — центrostремительный, или афферентный, и центробежный, или эфферентный, — рассматриваются как относительные, а не абсолютные. Один и тот же раздражитель, приложенный на периферии, вызывает центrostремительный импульс, а приложенный в центре дает центробежный импульс. Действительное различие заключается в проводящих элементах, по которым распространяются два различных импульса. Внешняя флоэма, которая служит проводником для медленного импульса, называется сенсорным нервом, тогда

внутренняя флоэма обозначена темным цветом для отличия ее от наружной флоэмы, обозначенной штрихом. Раздражение наружной флоэмы царапающим раздражителем вызывает медленный уходящий импульс Se , который, в свою очередь, вызывает ответ подчережки чувствительных листочков на подчережке. Более глубокий укол раздражает не только внешнюю, но также внутреннюю флоэму. Быстрый импульс достигает листочковой подчережки и вызывает более ранний ответ. Толстой линией обозначен внутренний нерв, а более быстрая скорость проведения через него представлена удлиненной стрелкой.

На диаграмме (рис. 79, а) внутренняя флоэма обозначена темным цветом для отличия ее от наружной флоэмы, обозначенной штрихом. Раздражение наружной флоэмы царапающим раздражителем вызывает медленный уходящий импульс Se , который, в свою очередь, вызывает ответ подчережки чувствительных листочков на подчережке. Более глубокий укол раздражает не только внешнюю, но также внутреннюю флоэму. Быстрый импульс достигает листочковой подчережки и вызывает более ранний ответ. Толстой линией обозначен внутренний нерв, а более быстрая скорость проведения через него представлена удлиненной стрелкой.

как внутренняя флоэма, которая проводит более интенсивный и быстрый импульс, называется моторным нервом.

Расположение наружного — сенсорного и внутреннего — моторного нервов позволяет ясно понять превращение афферентного импульса, пришедшего из периферии, в эфферентный импульс в центре. Внутренняя флоэма сосудистого пучка направлена внутрь и поэтому находится в самом тесном соприкосновении с подушечкой. Фиксируем внимание на первом подчережке: внешний раздражитель при обычных условиях возбуждает наружный проводящий сенсорный нерв; это дает начало сравнительно медленному афферентному импульсу во внешней флоэме, который, достигнув листовой подушечки, проходит внутри ее и оттуда во внутреннюю флоэму нерва 2, лежащую ближе всего, как показано на рис. 79, б. Этот перенос возбуждения во внутренний проводник влечет за собой увеличение скорости, характерное для эфферентного, или моторного, импульса. Превращение афферентного импульса в эфферентный в рефлекторной дуге в центре — не просто перемена в направлении распространения импульса, но известная диспропорция между афферентным и эфферентным импульсами, она проявляется тогда, когда высвобождается энергия в центре, за счет которой эфферентный импульс становится более интенсивным, чем слабый афферентный, вызывающий его.

Я до сих пор описывал действие умеренного раздражителя, при котором иррадиация возбуждения распространяется в центре от одного нервного окончания к другому. У животного сопротивление к прохождению импульса преодолевается сильной интенсивностью раздражителя или продолжительностью его приложения, вследствие чего происходит более распространенный ответ. Теперь покажем, что эти эффекты параллельны тем, которые получены в рефлексе мимозы.

Последовательные рефлексы в центре при сильном раздражении

Для того чтобы избежать излишних повторений, детально опишем две серии типичных опытов: действие возрастания интенсивности и продолжительности раздражителя.

Опыт 95. Опыты в этой серии были выполнены с одним и тем же образом, интенсивность постепенно возрастала от минимума до максимума, причем продолжительность приложения раздражителя сохранялась постоянной, точнее 1 сек.

1. Тетанизирующий индукционный удар в 3,5 единицы прикладывался к подчережку 1. Отраженный импульс достигал только подчережку 2. Таким образом, вызывался одиночный рефлекс.

2. Интенсивность индукционного тока теперь увеличивается до 1 единицы. Отраженный импульс в центре вызывает ответ не только в подчережке 2, но также в подчережке 3. Таким образом, при умеренном возрастании

интенсивности раздражителя наблюдаются два последовательных рефлекса в центре.

3. Затем раздражитель увеличивается до 3 единиц; уже три последовательных рефлекса возникают в центре, вследствие которых подчерешки 2, 3 и 4 отвечают один за другим. Отраженный импульс достигает подчерешка 2 через 3 сек. после опускания листа; подчерешок 3 реагирует через 4 сек. после ответа подчерешка 2, а ответ подчерешка 4 проявляется только через 6 сек. после реакции подчерешка 3. Последовательность ответов всегда следующая: 2—3—4.

Подобный эффект наблюдается при увеличении интенсивности раздражителя, когда объектом раздражения служит подчерешок 4 (крайний справа). Последовательность ответов подчерешков в данном случае будет в другом порядке, а именно 3—2—1.

Теперь опишем влияние увеличения продолжительности раздражения при условии, если интенсивность остается постоянной. В опыте изменялась только продолжительность раздражителя, приложенного к подчерешку 4 (крайний справа).

Опыт 96. 1) Продолжительность раздражения в первом случае равна 1 сек. Импульс после отражения в центре достигает только подчерешка 3, поэтому рефлекс был одиночным; 2) продолжительность раздражения возрастает до 2 сек.; ответ наблюдается у обоих подчерешков 3 и 2; правда, в подчерешке 2 несколько позднее. Здесь в центре листа возникают два последовательных рефлекса; 3) продолжительность раздражения увеличивается до 4 сек. Это дает начало следующим один за другим ответам у подчерешков 3, 2 и 1. Подчерешок 2 отвечает на 6 сек. позже, чем 3, а подчерешок 1 — на 13 сек. позже, чем подчерешок 2.

Таким образом, бесспорно, что возрастание интенсивности или продолжительности раздражения вызывает в мимозе соответствующий широко распространенный ответ.

«Потерянное время» в рефлексе

Общая задержка между приложением раздражителя к первому подчерешку и ответом второго складывается из: а) времени передачи афферентного импульса от периферии к центру; б) действительно «потерянного» времени за счет прохождения от одного нерва к другому в центре в случае одного рефлекса; в) времени эфферентной передачи от центра к периферии и г) латентного периода первых чувствительных листочков, которые служат подвижным индикатором. Действительное «потерянное время» б) в первом рефлексе довольно трудно определить, пока не будут известны с достаточной точностью значения а), в) и г).

Так как длина черешка, через который перемещается отраженный импульс, практически одинакова во всех случаях, то интервал времени между ответом подчерешков 3 и 2 дает довольно точно величину времени, «потеря-

ного» во втором рефлексе; интервал времени между ответом в подчерешках 4 и 3 дает «потерянное время» в третьем рефлексе (табл. 2).

Таблица 2

«Потерянное время» в рефлексе, сек.

Образец	«Потерянное время» во втором рефлексе	«Потерянное время» в третьем рефлексе	Общее «потерянное время» во втором и третьем рефлексах
1	4	6	10
2	4	8	12
3	6	13	19

Табл. 2 дает величину «потерянного времени» в следующих один за другим рефлексах в трех различных образцах. «Потерянное время» во втором рефлексе при умеренной интенсивности в большинстве случаев равно 4 сек.; оно, между прочим, удлиняется в третьем рефлексе, варьируя от 6 до 13 сек. Различие, вероятно, обусловлено тем, что возникает затухание за счет преодоления блока в третьем рефлексе. Это объяснение подтверждается нашими удачными попытками уменьшить потерянное время при помощи предварительной обработки. Обработка состояла в предварительном приложении раздражителя к четвертому подчерешку, последствие которого состояло в частичном устранении блока, который существовал между третьим и четвертым нервными окончаниями в центре. Раздражение первого подчерешка теперь дает приблизительно такую же величину потерянного времени, как во втором и третьем рефлексах. В обычных случаях общее потерянное время *T* во втором и третьем рефлексах равно 10 сек.; благодаря затуханию, оно часто удлиняется до 21 сек.

Я могу теперь коротко резюмировать влияние увеличения интенсивности раздражителя на ответ. Минимальный раздражитель, приложенный к подчерешку, достигает только соответствующего квадранта листовой подушечки, с которым подчерешок связан нервным соединением, и он не распространяется куда-либо дальше. Характерный ответ возникает в соответствующем квадранте, как только его достигнет раздражитель. Когда интенсивность раздражителя возрастает от минимального до умеренного значения, то ответ не остается локализованным в одном квадранте, а становится диффузным, вызывая при возбуждении опускание листа за счет возбудительного сокращения более возбудимой нижней части листовой подушечки. Рефлекторная дуга образуется переходом возбуждающего импульса от одного нервного окончания на другое; отраженный эфферентный импульс перемещается вдоль нового пути и вызывает ответ листочков на другом подчерешке. Более сильный раздражитель становится более широко иррадиированным, все

подчерешки проявляют ответ в определенной последовательности. Характерные особенности нервной реакции мимозы при возрастании интенсивности раздражителя чрезвычайно похожи на нервные реакции у животного, что резюмировано в следующей цитате: «Слабый раздражитель будет распространяться только вдоль нескольких нейронов, у которых самое низкое сопротивление. Возрастающее стимула раздражителя или за счет увеличения его силы, или за счет суммирования слабых раздражителей дает возможность импульсу распространяться вдоль большего числа нейронов и поэтому вызывает более широко распространенный ответ. Только когда блок всецело устраняется применением стрихнина или когда раздражители ненормально сильны или долго продолжаются, то импульс распространяется во все районы центральной нервной системы, поэтому ответ становится всеобщим и несогласованным вместо локализованного и адаптированного к раздражителю»¹.

Теперь возникает вопрос, будет ли характерное действие стрихнина на рефлекс у мимозы такое же, какое оно наблюдается в случае рефлекса у животного? В моих предыдущих работах я показал очень заметное сходство действия наркотиков на растительную и животную ткань [28]. Однако сначала казалось весьма невероятным, что растительный алкалоид, подобный стрихнину, оказывает аналогичное действие на растительный и животный нервы. Результаты нескольких опытов с действием стрихнина на растительный нерв были так же удивительны, как и неожиданны.

Но в работе с растениями существуют определенные затруднения, из-за которых нельзя быть всегда уверенным в успехе опыта. Например, усталость, возникающая от продолжительного экспериментирования, и поглощение наркотика в чрезмерно большой дозе. Оба эти фактора стремятся вызвать удлинение потерянного времени в рефлексе, что установлено в большом числе опытов. Но при благоприятных обстоятельствах потерянное время уменьшается до нуля и это нельзя объяснить иначе, как уничтожением блока при характерном действии стрихнина. Результаты более чем двадцати успешных опытов были слишком постоянны, чтобы ими пренебрегать.

Действие стрихнина

Я сначала опишу опыт, который доказывает действие стрихнина на рефлекс. Ранее было показано, что общее потерянное время T во втором и третьем рефлексах варьировало от 10 до 21 сек. Если стрихнин вызовет более или менее полное удаление блока, то этот факт будет проявляться в уменьшении или уничтожении потерянного времени.

С наибольшей трудностью мы столкнулись при выборе нужной дозы стрихнина для растения, поскольку любая чрезмерная доза оказывается высокотоксичной. Животному можно легко ввести небольшую и определенную дозу, приняв меры предосторожности, чтобы она не была высокой. Но в случае

¹ Starling. Principles of Human Physiology, 1920, p. 305.

растения это не так просто; метод заключается в нанесении разбавленного раствора дихлорида стрихнина на листовую подушечку, который после поглощения достигает центральных нервных окончаний, но поглощение необходимого количества или дозы — дело более или менее случайное. Найдено, что поглощение слишком маленькой дозы вызывает *уменьшение*, но не полное уничтожение потерянного времени, тогда как поглощение большего количества вызывает *полное устранение блока*, потерянное время уменьшается до нуля. С другой стороны, чрезмерное поглощение вызывает *увеличение* потерянного времени. Необходимо обратить внимание, насколько изменчивы факторы, которые видоизменяют процесс поглощения; оно зависит от поглотительных возможностей эпидермиса, физиологической активности и тургора растения, а также от окружающей температуры и условий влажности. Наблюдаются ограничения в отношении времени при продолжительном действии стрихнина. Мимоза требует около 15 мин. для полного восстановления ее проводимости и возбудимости после каждого раздражения. Отсюда следует, что если сначала наблюдалось 5-минутное действие стрихнина, то следующее наблюдение можно провести только на 20-й минуте, а третье — на 35-й минуте. Если в любой из этих периодов поглощения произойдет совпадение с критическим периодом поглощения достаточной дозы, только тогда возникновение полного уничтожения блока наблюдается по одновременному ответу всех подчерешков. Вопреки всем этим трудностям достаточное число экспериментов были удачными, и они показали, что применение достаточной дозы стрихнина дает полное устранение блока. Ниже приводим подробный отчет о нескольких типичных опытах, выполненных с исключительно сильными растениями.

Опыт 97. Общее потерянное время T для второго и третьего рефлекса оказалось равным 12 сек. После применения разбавленного раствора стрихнина (1 : 10000) в течение 5 мин. блок частично устранялся, и потерянное время сокращалось от 12 до 5 сек. Следующее наблюдение производилось через 20 мин. и показало *полное снятие блока*; ответы подчерешков 2, 3 и 4 про-

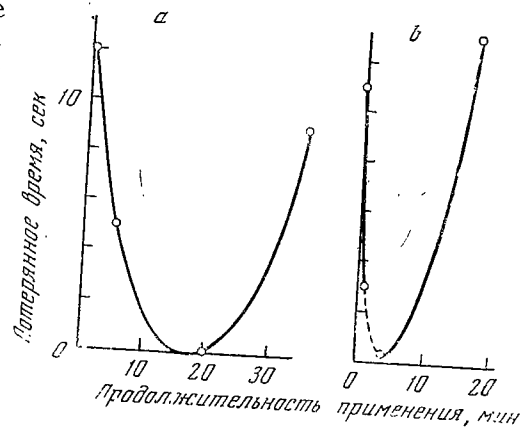


Рис. 80. Кривая соотношения между продолжительностью применения стрихнина и потерянным временем

Критический период в кривой *a* составляет около 20 мин., в *b* он укорачивается до 2 мин. (см. текст). Продолжительность применения — в минутах, а потерянное время — в секундах

изошли одновременно. Продолжение применения стрихнина вызывает токсический эффект: на 35-й минуте потерянное время возрастает от нуля до 9 сек.; при дальнейшем воздействии стрихнина уничтожаются все ответы. На рис. 80, а представлена кривая, построенная по следующим данным:

	Потерянное время, T сек.
Норма	12
После 5-минутного воздействия стрихнина	5
После 20-минутного »	0
После 35-минутного »	9

В этом случае период критического поглощения составил 20 мин., но при условиях, благоприятствующих более быстрому поглощению, даже 20-минутное воздействие вызывает токсическое влияние и удлиняет потерянное время. Результаты опытов, полученные несколькими днями позже (май), когда температура повысилась по сравнению с обычной, показали, что воздействие стрихнина даже в течение 5 мин. удлиняло потерянное время. Естественно, для наблюдения использовалось новое растение и через минуту после нанесения стрихнина оказалось, что потерянное время уменьшалось от нормальных 13 до 2 сек. Наблюдение, произведенное через 15 мин. после первого (продолжительность воздействия 16 мин.), показало, что потерянное время после достижения минимума удлиняется до 9 сек. В данном случае критический период, возможно, был на 2-й минуте (см. рис. 80, б).

Приводим два других опыта, выполненных осенью (сентябрь), когда скорость поглощения сравнительно низка. В связи с этим применялся концентрированный раствор (1 : 1000) и наблюдался эффект при возрастающей продолжительности воздействия стрихнина.

Опыт 98. Нормальное потерянное время 15 сек. Применение стрихнина в течение 2 мин. вызывает полное уничтожение блока — ответы подчешков 2, 3 и 4 были одновременными. После дополнительного интервала в 15 мин. происходило замедление ответной реакции: потерянное время удлинялось до 8 сек. Дальнейшее 15-минутное поглощение стрихнина уничтожило все ответы.

Опыт 99. Отличие этого опыта от предыдущего заключается только в том, что раздражение прикладывалось не к первому подчешку, а к четвертому, поэтому последовательность ответов у подчешков была следующей: 3, 2, 1. В контроле потерянное время равно 12 сек. После применения стрихнина в течение 2 мин. блок полностью устранялся, о чем можно судить по одновременному ответу подчешков 3, 2 и 1. Длительное применение стрихнина в течение 15 мин. вызвало замедление ответа: потерянное время увеличилось до 7 сек. Представленные выше результаты показывают, что при достаточной дозе стрихнина блок полностью уничтожается; то же самое наблюдается в рефлексе животного.

Выше было показано, что нервный механизм мимозы гораздо более сложный, чем это раньше предполагалось. Теперь возникает вопрос: какое пре-

имущество в экономии растения обеспечивается таким высокоорганизованным нервным механизмом? Одно преимущество, как уже отмечалось, заключается в установлении правильной координации рефлекса, при помощи которого поверхность листа устанавливается перпендикулярно к падающему свету, что обеспечивает поглощение оптимального количества лучистой энергии для фотосинтеза. Другая важная функция нервного механизма заключается в передаче быстрой сигнализации к двигательному органу для быстрой реакции на грозящую опасность. Предполагалось, что вызванное опускание листа служит для отпугивания животных. Но корова недостаточно смыслена, чтобы воспринять предупреждение движением листа или испугаться этого движения. Рефлекторное движение может, однако, содействовать защите растения другим путем. Длинный стелющийся стебель *Mimosa pudica*, который покрывает большой участок земли в тропиках, несет многочисленные листья. Если на один из подчешков, несущий листочки, наступить или коснуться его, возбудительный импульс передается по всей длине растения. Ограничивая наше внимание определенным листом, заметим, что афферентный, или сенсорный, импульс вызывает опускание листа, который прижимается к земле. Последовательные рефлексы в центре дают начало моторным импульсам и вызывают смыкание четырех подчешков друг с другом латерально, а также закрытие всех листочков. Ничего не может быть поразительнее быстрого изменения, в результате которого яркая зелень превращается в невзрачные серые тонкие шнуры, почти не отличимые от темной земли. Возможно эта способность становится невидимой и служит главным защитником растений.

Выводы

Когда раздражитель действует на один из подчешков, причем интенсивность его выше минимальной, афферентный импульс становится отраженным эфферентным импульсом, который перемещается по новому пути. Это превращение происходит в рефлекторном центре листовой подушечки. Следствие этого — не только простая смена направления, но также значительное высвобождение энергии, поскольку существует заметная диспропорция между афферентным и эфферентным импульсами. Последний бывает более интенсивным, что видно по более высокой скорости передачи.

Два отчетливых проводящих элемента локализованы в нервном волокне мимозы: внешний элемент приводит сенсорный, а внутренний — моторный импульсы.

Импульс становится широко распространенным при очень сильной интенсивности раздражителя. Сопротивление прохождению импульса в центре полностью устраняется поглощением значительной дозы стрихнина. Потерянное время уменьшается до нуля, что видно по одновременному ответу всех подчешков.

Глава XVII

ОБЩИЙ ОБЗОР

Раздражимость одноклеточного организма проявляется в его сократимости, ритмичности и проводимости, которые являются различными сторонами основной протоплазматической реакции. Эти характеристики отдельной клетки сохраняются даже тогда, когда комплексы клеток и системы тканей формируются в многоклеточные организмы. В физиологическом разделении труда каждая отдельная ткань специализируется так, чтобы более эффективно выполнять определенные функции. Таким образом, все ткани более или менее сократимы; высокая чувствительность и способность сокращаться достигнута листовой подушечкой мимозы. Она отвечает на раздражитель, интенсивность которого ниже порога человеческого восприятия. Я показал в другом месте, что ритмическая и пульсирующая активность очень широко проявляются различными тканями и существует неразрывность между многократным и автономным ответом [29]. Автономная активность ясно проявляется пульсирующими листочками *Desmodium gyrans*. Но требуются высокочувствительные приспособления, чтобы обнаружить ее в росте и в процессе подъема сока. Подобная неразрывность существует в проводимости различных тканей: индифферентные ткани — слабые проводники, в то время как трубчатые клетки во флоэмных волокнах наиболее эффективные проводники на расстояние даже слабого возбуждения.

Взаимосвязь и взаимодействие отдаленных органов растения обеспечиваются: 1) медленным перемещением химических возбуждающих средств движением сока и 2) быстрой передачей протоплазматического возбуждения — аналогично нервному импульсу животного. Большая путаница возникает при изучении проведения возбуждения у растения из-за неумения разбираться в двух типах действия на расстояние — физическом и физиологическом [30]. Еще более серьезная ошибка была допущена в исследовании применения слишком сильных раздражений. Интенсивное возбуждение не ограничивается на длительный срок в проводящей ткани растения или животного, а становится широко диффузным (стр. 22, 40, 151).

Теория гидромеханического проведения

Эта теория, защищаемая Пфеффером и Габерландтом, основывается на наблюдении вытекания капли воды из черешка *Mimosa pudica* после глубокого ранения. Предполагается, что мгновенное изменение гидростатического давления, вызванное таким способом, передается гидромеханически на расстояние, нанося удар чувствительной подушечке, результатом чего является опускание листа. Недостаточность этой теории очевидна из того факта, что возбуждение растения и передача возбуждения на расстояние может быть вызвана царапающим раздражителем, трением поверхности или электрическим ударом слабой интенсивности. Таким образом, передача возбуждения осуществляется без какого-либо ранения и последующего вытекания воды, которое может вызвать гидромеханические нарушения.

Теория передачи транспирационным током

Эта теория базируется на предположении, что раздражение вызывается некоторым химическим возбудителем, выделяющимся вследствие возбуждения древесины, и что передача этого возбуждающего вещества к отдаленному листу совершается движением сока, скорость которого такая же, как скорость передачи возбуждения. Необоснованность этой теории показана: 1) началом возбуждения и его передачей без какого-либо возбуждения древесины (стр. 23); 2) одновременной передачей возбуждения вверх и вниз, по направлению и против направления транспирационного тока, а также превращением восходящего импульса в нисходящий после пересечения им верхушки стебля (стр. 15); 3) результатами опытов, в которых возбуждающее вещество было нанесено на самый конец листа или цветочного стебля. Возникший возбудительный импульс проходит на значительное расстояние вниз против направления нормального восхождения сока; последующее возбуждение показало, что возбуждающее вещество не передавалось, а оставалось в точке нанесения (стр. 26).

Таким образом, теория проведения транспирационным потоком полностью дискредитирована, и проведение возбуждения никак нельзя связать с движением сока.

Передача возбуждения не является ни гидромеханической, ни следствием движения сока. Следующий решающий опыт доказывает, что передача в растении является распространением протоплазматического возбуждения, подобно нервному проведению животного.

Полярный возбуждающий эффект постоянного тока

Эффект электрического постоянного тока отличается по своему действию. В проводящем нерве животного слабый ток возбуждает только при включении катода, при более сильном токе возбуждение возникает при

включении катода и при выключении анода. Мои опыты по полярному действию электрического тока доказывают, что реакции в растениях идентичны реакциям у животного. Возбуждение при слабом токе возникает только при замыкании катода, и возбуждательный импульс передается на расстояние. При более сильном токе возбуждение вызывается как при замыкании катода, так и при размыкании анода (стр. 31). Эти результаты убедительно доказывают, что проведение в растениях есть физиологическое распространение протоплазматического возбуждения, как у животного.

Автоматическое определение скорости передачи

Для исследования скорости передачи возбуждения в растениях нужно использовать метод определения такой высокой степени точности, какой применяется для изучения нервного импульса у животного. Это достигнуто моим резонирующим регистратором, в котором ошибки, возникающие при записи сопротивления трением полностью устраняются. Нанесенные точки позволяют оценить интервал времени с точностью до 0,001 сек.

Латентный период. Среднее значение латентного периода листовой подушечки мимозы равно 0,1 сек. Оно уменьшается (в известных пределах) при повышении температуры и увеличивается при усталости.

Скорость передачи. Скорость в толстых черешках мимозы летом меняется от 30 до 55 мм/сек. В тонких черешках она достигает 400 мм/сек (стр. 60). Скорость импульса в мимозе не так велика, как у высших животных, и не так низка, как у низших. Скорость проведения в подчерешке и в главном стебле мимозы значительно ниже, чем в черешке.

Влияние тонического состояния на проведение

Скорость определяется физиологическим состоянием растения: зимой она гораздо ниже, чем летом.

Если растение будет содержаться в неблагоприятных условиях, его физиологический тонус падает ниже нормы, и способность проведения подавляется или задерживается. Сильное возбуждение возобновляет или усиливает способность проведения. Действие интенсивного раздражения на проведение в нормальных тканях совершенно противоположно, т. е. является следствием его подавления или утомления проведения (стр. 61).

Физиологический блок проведения

Задержка электротоническим блоком. Нервный импульс животного нерва задерживается введением электротонического блока; проводимость восстанавливается с прекращением электрического тока. Подобно этому, передача импульса в растениях может неоднократно задерживаться или восста-

навливаться попеременным наложением и прекращением электротонического блока (стр. 34, 67) [31].

Блок проведения местным охлаждением. Животный нерв при чрезмерном охлаждении теряет способность проводимости. Такой же эффект наблюдается с нервным проведением в черешке мимозы. Местное приложение льда парализует способность проведения; паралич сохраняется в течение некоторого времени после возвращения к нормальной температуре. Паралич оцепеневшей ткани быстро снимается электрическим раздражением (стр. 66).

Уничтожение проводимости местным действием яда. Нанесение растворов ядов на узкий участок в черешке мимозы вызывает подавление способности проведения, которая завершается полным уничтожением. Отрезок времени, необходимый для уничтожения, зависит от силы яда; он более короткий при применении цианистого калия, чем при применении раствора медного купороса (стр. 68).

Эти результаты убедительно доказывают, что передача возбуждательного импульса в растениях подобна передаче нервного импульса у животных.

Анатомическая характеристика проводящей ткани

Некоторыми исследователями сейчас признается, что флоэма черешка — ткань, проводящая возбуждение. Предполагая, что протоплазматическая непрерывность — неотъемлемая часть проводимости, ситовидные трубки, обладающие многочисленными отверстиями в поперечной перегородке, через которые проходят нити протоплазмы, рассматривались как специальные проводники возбуждения. Однако это предположение ошибочно по двум причинам: 1) ситовидные трубки выполняют различные функции, и 2) проводящая флоэма содержит, главным образом, трубчатые клетки с неперфорированной перегородкой. Протоплазматическая непрерывность никоим образом не существенна для проведения возбуждения. Поэтому у животного нет такой протоплазматической непрерывности в нервном соединении, нейрон соединяется с нейроном разделяющей мембраной, известной как синапс. Показано, что подобные синапсоидальные мембраны существуют между смежными проводящими клетками в растениях.

Анатомическая структура проводящей флоэмы в стебле подобна анатомической структуре флоэмы в черешке: обе содержат трубчатые клетки, которые участвуют в проведении.

Расположение проводящей ткани

Главные проводящие пучки волокна в стебле. В стебле имеются два главных противоположных пучка волокна флоэмы, которые сближаются и смыкаются в верхушке (стр. 43). Такое специфическое расположение объясняет, почему при одностороннем возбуждении стебля восходящий импульс пересекает верхушку и становится нисходящим на противоположной стороне (стр. 15).

Нервная связь между стеблем и листьями. Два главных флоэмных волокна в стебле дают боковые ветви к листьям, обеспечивая, таким образом, непрерывность в проводимости между стеблем и листьями. Импульс, вызванный раздражением стебля, распространяется в центробежном направлении к листьям, в то время как возбуждение, вызванное раздражением листа, распространяется в центростремительном направлении к стеблю и, проходя вверх и вниз, вызывает опускание других листьев стебля.

Расположение проводящих волокон. Трудно проследить путь нервных волокон в растении, но окрашенная гематоксилином проводящая флоэма приобретает фиолетовый цвет, отличающий ее от окружающих тканей. В каждом пучке имеется не одна, а две флоэмы, разделенные ксилемой. Таким образом, пучки биколлатеральны (стр. 41).

Синапс и синапсид

Неперфорированная перегородка между трубчатыми проводящими клетками действует как синапсоидальная мембрана. Действие синапсов, расположенных на пути нервного импульса у животного, характеризуется следующим образом: 1) проводимость нерцепрокна, или неравноценна, в двух направлениях; 2) при умеренном раздражении сопротивление, или блок, прохождению импульса уменьшается. Это явление известно как «проторение», или облегчение; 3) при чрезмерном раздражении происходит усиление блока в каждом синапсе и наблюдается явление усталости в проводимости.

Нерцепрокная проводимость. В нервно-мышечном препарате животного проводимость нерцепрокная. Импульс из нерва беспрепятственно проходит в мышцу, но возбуждение мышцы не передается нерву. Подобно этому, в точке соединения проводящей и сокращающейся ткани мимозы проводимость нерцепрокна. Возбуждение проводящего нерва проходит только в подушечку, но сокращение подушечки не передается входящему нервному окончанию (стр. 47).

Непрерывность между нерцепрокным и предпочтительным проведением. В различных чувствительных растениях при минимальном раздражении проводимость нерцепрокна, т. е. имеет место проведение в одном направлении. При возрастании интенсивности раздражения синапсоидальный блок все более и более эффективно преодолевается. Однако проводимость быстрее в предпочтительном направлении (стр. 49).

«Проторение», или облегчение, происходит как последствие умеренного раздражения: до этого неэффективный раздражитель становится полностью эффективным. Таким образом, раздражитель расчищает свой собственный проводящий путь (стр. 51).

Утомление проведения. После чрезмерного или продолжительного раздражения проводимость проявляет угнетение или утомление.

Электрический ответ передаваемого возбуждения

Возбудительная реакция сопровождается двумя явлениями: механическим ответом двигательного органа и электрическим ответом всех тканей, подвижных и неподвижных. Тот факт, что отрицательное колебание тока сопровождает возбудительную реакцию, доказывается одновременным наблюдением за механическим и электрическим ответами мимозы, возникающими от передаваемого возбуждения; оба ответа возникают фактически в одно время (стр. 88). Электрический и механический ответы являются независимыми проявлениями общего возбудительного процесса, так как электрический ответ бывает даже тогда, когда подавлено физическое движение листа. Факт независимости возбудительного процесса от процесса сокращения доказывается наличием возбудительного электрического ответа подушечки, когда ее неподвижность вызвана поглощением чрезмерного количества воды (стр. 90). Передача возбуждения в обычном растении доказывается электрическим ответом, поскольку он имеет место даже в неподвижных тканях. Невидимый нервный импульс обнаруживается электрическим изменением отрицательного колебания тока, которое сопровождает его.

Определение местонахождения проводящего нерва в черешке мимозы электрическим зондом. При введении зонда перпендикулярно к диаметру черешка постепенно по 0,05 мм возбудительная передача вызывает отрицательное колебание тока только тогда, когда достигается одна из двух флоэм в каждом узле (стр. 93). Поэтому обе флоэмы служат проводниками возбуждения. Существование двух флоэм в каждом пучке было продемонстрировано также избирательным окрашиванием.

Определение скорости передачи двухфазным электрическим ответом. Два электрических контакта подведены к проводящему нерву черешка мимозы, и запись получена с помощью струнного гальванометра Эйнтховена. Возбудительный импульс, достигая проксимального контакта А, вызывает отрицательный электрический ответ в этой точке. Далее этот импульс достигает точки В, вызывая смену кривой ответа. Интервала времени между двумя фазами ответа и расстояния между А и В достаточно, чтобы определить скорость, которая была равна скорости, полученной механическим методом (стр. 91).

Электрический ответ на передаваемое возбуждение в обычных растениях. Исследование средней жилки листа показало, что ее флоэма содержит те же трубчатые клетки, которые в мимозе проводят возбуждение. Возбуждение, передаваемое по проводящей флоэме, определяется отрицательным колебанием тока. Различные характеристики проводимости, обнаруженные электрическим и механическим ответами мимозы, также были обнаружены в электрическом ответе обычных растений. Проводимость нерцепрокна при слабом раздражении и предпочтительна при сильном раздражении (стр. 86). Наблюдается «проторение», или облегчение, проводимости, а снятие блока

следующими одно за другим раздражениями демонстрируется ступенчатым возрастом электрического ответа (стр. 85).

Нервная проводимость имеет место не только в чувствительных, но и во всех растениях.

Положительный и отрицательный импульсы при непрямом раздражении

При непрямом раздражении генерируются два различных импульса: положительный и следующий за ним отрицательный. Скорость положительного импульса выше, чем скорость отрицательного, но реакция от положительного импульса слаба и медленна, тогда как отрицательный импульс вызывает резкую и интенсивную реакцию.

Действие положительного импульса. Положительный импульс повышает тургор, вызывая: 1) растяжение и выпрямительный ответ подвижного листа или листочка; 2) ускорение роста растущего органа и 3) положительное колебание тока.

Действие отрицательного импульса. Отрицательный импульс возбуждает тургор, вызывая: 1) в сокращении и ответном опускании подвижного листа; 2) в замедлении скорости роста; 3) в отрицательном колебании тока.

Получающийся в результате ответ определяется: интенсивностью раздражителя, расстоянием передачи, проводимостью ткани и тоническим состоянием. В полупроводящей ткани выявляются оба ответа — положительный импульс сопровождается более сильным отрицательным. Уменьшение расстояния увеличивает отрицательный импульс, и он маскирует положительный (стр. 73). Когда расстояние уменьшается до нуля, раздражение становится прямым и суммирующий ответ является ответом сокращения, замедления скорости роста, отрицательного колебания тока. При субтонических условиях, когда проводимость подавляется, возбуждающий импульс задерживается и передается только положительный импульс.

Законы действия прямого и непрямого раздражения: 1. *Эффектом всех форм прямого раздражения являются понижение тургора, сокращение, уменьшение скорости роста, отрицательное колебание тока и отрицательный механический ответ.* 2. *Действием всех форм непрямого раздражения слабой или умеренной интенсивности являются повышение тургора, расширение, ускорение роста, положительный механический ответ и положительное колебание тока.*

Прирост и потеря энергии при действии раздражителя

Раздражение не всегда вызывает потерю или истощение энергии D . При определенных условиях оно вызывает прирост и сохранение энергии A . Соотношение интенсивности двух реакций изменяется определенным обра-

зом в зависимости от тонического состояния растения. Когда тонический уровень *выше нормы*, доминирует D реакция ($D > A$), но когда тоническое состояние *ниже нормы*, проявляется больше прирост энергии ($A > D$), и тонический уровень, следовательно, поднимается до нормального. При повторном раздражении задержанная способность проведения восстанавливается постепенным снятием блока, наложенного синаптическими мембранами. Основная протоплазматическая реакция при действии раздражителя вызывает параллельные изменения в трех проявлениях раздражимости. В субтонических условиях двигательная возбудимость, проводимость и ритмичность подавляются или задерживаются. Утраченная активность восстанавливается при раздражении. Действие раздражения на ткани в оптимальном состоянии противоположно действию его на ткани в субтоническом состоянии: оно вызывает подавление или утомление всех трех проявлений раздражимости.

Ответ изолированного нерва растения

Нерв папоротника может быть изолирован без повреждения. Им является сосудистый пучок, который включает проводящую флоэму, содержащую трубчатые клетки. Характеристика проводимости нерва растения аналогична характеристике нерва животного. В нормальном нерве отрицательный импульс маскирует положительный, и окончательный ответ от непрямого раздражения отрицательный. Проводимость подавляется или временно уменьшается при субтоническом состоянии растения. В этом случае отрицательный импульс задерживается и передается только положительный. Этим объясняется ненормальный положительный ответ животного и растительного нерва при непрямом раздражении. Блок для проходящего возбуждающего импульса постепенно устраняется повторным раздражением, и ответ становится двухфазным: положительный импульс сопровождается отрицательным. Проводимость полностью восстанавливается после тетанизации или продолжительного раздражения, и ненормальный положительный ответ превращается в нормальный отрицательный (стр. 105). Поскольку наблюдается идентичность результатов в растительном и животном нерве, физиологический механизм должен быть также одинаковым в обоих нервах.

Направляющее действие электрического тока на проведение

Идентичность природы физиологического механизма нервного проведения у растения и животного демонстрируется также одинаковым изменением проводимости при направляющем действии постоянного электрического тока. Ток *гомодромный*, если его направление совпадает с направлением распространения нервного импульса. Ток *гетеродромный*, если его направление противоположно направлению распространения импульса.

Действие гетеродромного тока. Скорость передачи увеличивается, если ее направление противоположно направлению приложенного тока. Интенсивность передаваемого возбуждения также возрастает. Неэффективно передаваемое возбуждение становится эффективно передаваемым (стр. 113).

Действие гомодромного тока. Скорость передачи уменьшается: эффективно передаваемое возбуждение задерживается при прохождении тока (стр. 113).

Непосредственное последствие. «Отступление» наступает непосредственно после прекращения тока. Результат этого — временное изменение проводимости, знак которой противоположен знаку, вызванному при непосредственном прохождении тока. Временным последствием гетеродромного тока является подавление проводимости. Последствием гомодромного тока — возрастание проводимости выше нормальной (стр. 114).

Существует критическая интенсивность тока, выше которой описанные эффекты подвергаются перестановке.

Законы изменения проводимости в растительном и животном нерве при действии электрического тока: 1. *Гетеродромный ток увеличивает, а гомодромный ток подавляет или задерживает проведение возбуждения.* 2. *Последствием тока является временное изменение проводимости, противоположной по знаку проводимости при прохождении тока.*

Сложность двигательного органа

Четыре квадранта подушечки мимозы действует как четыре эффектора с характерными ответными движениями листьев. При прямом раздражении верхний квадрант отвечает движением вверх, а нижний — движением вниз. Ответ левого квадранта — вращение против часовой стрелки, а правого квадранта — вращение по часовой стрелке (стр. 122).

Закон ответа вращения: анизотропный орган, латерально возбужденный раздражителем, подвергается вращению так, что его наименее возбудимая сторона поворачивается к раздражителю.

Нервное управление положением листа

Поверхность листа располагается под прямым углом к падающему свету. У мимозы моторный орган находится на некотором расстоянии от воспринимающей пластинки. Положение листа изменяется отдельными нервными импульсами, передаваемыми от четырех подчерешек, несущих листочки, когда они раздражаются светом. Определенная нервная связь между каждым из подчерешек и соответствующим квадрантом подушечки доказывается независимо периферическим и центральным раздражением.

Характерные эффекты периферийного раздражения. Раздражение подчерешка 1 умеренным или световым раздражителем вызывает вращение против часовой стрелки подобно тому, что происходит при прямом раздражении

квадранта 1. Подчерешок 1 находится в нервной связи с квадрантом 1 подушечки. Показано, что подчерешок 2 связан с квадрантом 2, подчерешок 3 — с квадрантом 3 и подчерешок 4 — с квадрантом 4 (стр. 132).

Эффект центрального раздражения. Раздражение центрального нервного окончания в левом квадранте 1 генерирует возбуждательный импульс, который, распространяясь, вызывает ответ только листочков подчерешка 1. Местное возбуждение нервного окончания в квадранте 2 вызывает ответ в подчерешке 2. Раздражение нервного окончания в квадрантах 3 и 4 вызывает соответствующие ответы подчерешек 3 и 4 (стр. 136).

Координированный рефлекс в регулировании положения листа. Когда листочки правого подчерешка 4 подвергаются действию вертикального света, отдаленная подушечка вращается вправо или по часовой стрелке, при этом листочки отклоняются от положения под прямым углом к источнику света. Но когда на два подчерешка — 1 и 4 — одновременно направляется свет одинаковой интенсивности, их суммарные движения уравниваются. Равновесие положения вверх или вниз достигается ответом на раздражение, передаваемое от двух средних подчерешек, а боковое регулирование положения листа осуществляется двумя подчерешками — 1 и 4. Равновесие достигается тогда, когда вся листовая поверхность перпендикулярна падающему свету. Двойное гелиотропическое положение листа осуществляется определенными нервными импульсами, вызванными в воспринимающем районе и возбуждающими различные эффекторы на расстоянии (стр. 134).

Рефлекторная дуга

Минимальный раздражитель, приложенный к одному из подчерешек, дает начало входящему импульсу, который вызывает характерный ответ соответствующего квадранта подушечки. Возбуждение остается локализованным и не распространяется на другие нервные окончания. При слабом возрастании интенсивности раздражителя возникает другая группа явлений: входящий, или афферентный, импульс, достигая центра, становится отраженным, идущим по новому пути, — эфферентным импульсом. Таким образом, в центре формируется рефлекторная дуга (стр. 137).

Соотношение между афферентными и эфферентными импульсами. Раздражение подчерешка 1 или подчерешка 4 дает начало одиночному отраженному импульсу; раздражение подчерешек 2 или 3 дает начало в каждом отдельном случае двум отраженным импульсам. Эти характерные эффекты объясняются взаимосвязью смежных нервных окончаний в центре (стр. 142).

Внешний раздражитель, приложенный периферийно, вызывает афферентный, или сенсорный, импульс, который после отражения в центре превращается в эфферентный, или моторный. В скорости этих двух импульсов наблюдается заметное различие, с помощью которого они отличаются друг от друга: моторный импульс около семи раз быстрее, чем сенсорный (стр. 142). Дополнительным следствием превращения сенсорного импульса в моторный

в рефлекторной дуге является не только смена направления распространения, но также значительное высвобождение энергии, в результате чего моторный импульс становится намного интенсивнее, чем слабый сенсорный, вызывающий его.

Отдельные проводящие нервы в одном пучке. Совершенно очевидно существование двух отдельных нервов для моторного и сенсорного импульсов. Характеристикой моторного нерва является тот факт, что проведение по нему во много раз быстрее, чем по сенсорному нерву.

Существование двух проводящих флоэм — наружной и внутренней — в одном пучке доказано различным их окрашиванием; в обеих флоэмах найдены трубчатые клетки (стр. 40). Раздельная передача возбуждения двумя флоэмами продемонстрирована исследованиями, выполненными электрическим зондом (стр. 93).

Проведение сенсорного импульса наружной флоэмой и моторного — внутренней флоэмой. Это доказано отдельными, следующими одно за другим раздражениями наружной и внутренней флоэм. Раздражение наружной флоэмы дает начало относительно слабому импульсу, который характеризуется как сенсорный; раздражение внутренней флоэмы дает начало импульсу, который в семь раз быстрее и характеризуется как моторный (стр. 148). Различие между двумя импульсами заключается не только в направлении распространения. При раздражении наружной флоэмы на периферии и в центре возникает медленно передающийся импульс — в первом случае он выходящий, а во втором — входящий. Основное отличие заключается в проводящих нервах. В естественных условиях афферентный импульс от периферии проводится в центр наружной флоэмой; возбуждение затем переходит во внутреннюю флоэму смежного нерва и проводится внутри как эфферентный импульс (стр. 149).

Последовательные рефлексy при более сильном раздражении и «потерянное» время в рефлексe

Более широко распространенный ответ возникает при приложении сильного раздражителя. Раздражение листа подчерешка 1 вызывает последовательные рефлексy в центре; подчерешки 2, 3 и 4 отвечают один за другим в последовательности 2—3—4. Раздражение правого подчерешка 4 вызывает последовательные рефлексy в порядке 3—2—1.

«Потерянное» время в рефлексe. Время, потерянное во втором рефлексe, в норме равно 4 сек. Оно увеличивается в третьем рефлексe. Общее «потерянное время» во втором и третьем рефлексax — 10—19 сек.

Уменьшение блока при действии стрихнина. Блок, вызывающий потерянное время в рефлексe нерва животного, полностью устраняется применением стрихнина. Подобный эффект наблюдался в рефлексe мимозы: сопротивление прохождению импульса в центре полностью устраняется поглощением

соответствующей дозы стрихнина. Потерянное время уменьшается до нуля, что проявляется в одновременном ответе всех подчерешков.

В свете результатов, суммированных в этой главе, невозможно больше сомневаться, что растения обладают хорошо выраженной нервной системой [32].

Показано, что возбуждение передается флоэмой проводящего пучка и что проводимость этой ткани может изменяться экспериментально такими же способами, как и в случае нерва животного. Проводимое возбуждение поэтому может быть названо нервным импульсом, а проводящая ткань — нервом.

Далее показано, что у растений, как и у животного, можно различить сенсорный и моторный импульсы и проследить превращение одного в другой в рефлекторной дуге. Наблюдения показывают, что животные имеют своего рода нервный центр. Структуры, которые соответствуют нервным ганглиям животного, в действительности не обнаружены в *Mimosa pudica*, но вполне возможно, что это физиологическое явление будет подтверждено гистологически.

*Моей жене,
которая поддерживала меня
во всей моей борьбе*

АВТОГРАФЫ РАСТЕНИЙ И ИХ СУЩНОСТЬ



Предисловие

В этой книге^[1] дается общий и популярный обзор исследований, выполненных в Институте Боса. Задачей этих исследований является сочетание прогресса знаний с их широким и общедоступным распространением.

Предприняв исследования в области, где встречаются физика и физиология, я был поражен, обнаружив, как возникают точки соприкосновения и стираются грани между сферами живого и неживого. Металлы отвечают на раздражение, они подвержены утомлению при действии некоторых веществ и «убиваются» ядами.

Между неорганической материей, с одной стороны, и животной жизнью — с другой, простирается огромное царство безмолвной жизни растений. Трудности, мешающие исследователю, возникают на каждом шагу из-за того, что взаимодействие процессов жизнедеятельности, происходящих в темной глубине дерева, недоступно нашему глазу. Для того чтобы обнаружить сложный механизм этой скрытой жизни, нужно найти путь к наименьшему элементу жизни, «атому жизни», и записать его трепетное биение. Когда не хватает зрения микроскопического, все же можно перенести свои исследования в область невидимого ^[2].

Мне удалось получить от бессловесного растения красноречивую хронику внутренней жизни и переживаний, заставив его записать собственную историю. Самостоятельные записи, сделанные растением, говорят, что даже у высших животных нет таких проявлений жизни, которые не были бы предвосхищены в жизни растений.

Я познакомлю моих читателей с тем, как шаг за шагом, постепенно, с помощью искусственных, чрезвычайно чувствительных приборов, позволивших проникнуть в сферу невидимого, раскрывалась удивительная картина.

Барьеры, которые, кажется, совершенно разделяют различные явления, исчезают, и растения предстают вместе с животными в многообразном единстве океана бытия. С этой точки зрения истина окончательной тайны вещей, несомненно, раскрывается и углубляется. Не меньшее чудо, что человек,

ограничиваемый во всех отношениях недостатками своих органов чувств, тем не менее сам строит огромное здание мышления и осмеливается рисковать в неизведанных морях. На своем пути первооткрывателя он ловит мимолетные видения несказанных чудес, скрытых от его зрения. Эта точка зрения подавляет все его самодовольство и невольно, без его согласия, поддерживает в том биении, которое пронизывает всю вселенную. Радостью, которой наполнена моя жизнь, я желал бы поделиться с моими читателями.

Дж. Ч. Бос

*Институт Боса,
Калькутта,
октябрь, 1926*

Глава I

БЕЗМОЛВНАЯ ЖИЗНЬ

Безграничные возможности жизни у растений скрыты и до поры до времени незаметны. Гигантское дерево баньян существует потенциально в теле, меньшем, чем семя горчицы. Под оболочкой семени дремлет могучая жизненная сила, способная пробудиться в надлежащее время и при благоприятных условиях. Устойчивость, которой обладает жизнь в своей скрытой, латентной фазе, необычайно велика. Семена можно помещать на такой сильный холод, что воздух становится жидким, и ртуть твердеет; и все же, несмотря на это, жизнь продолжает существовать под защитной броней и оказывается стойкой ко всем грозящим ей извне опасностям. Штормы и ураганы рассеивают семена жизни. Так кокосовый орех может кочевать с места на место до тех пор, пока не найдет себе прочного пристанища на каком-нибудь острове, чтобы все-таки прорасти. В свое время с ним произойдет целый ряд удивительных превращений; скрытая жизнь пробудится, оболочка семени прорвется, и начнется рост. Кажется, что росток обладает почти человеческими способностями и сообразительностью. Бросьте его на землю — и первый же корешок будет безошибочно расти и буравить землю к воде, а стебелек тянуться вверх, к свету и воздуху. Корни прокладывают себе дорогу в земле, обходя камни и всевозможные препятствия. Стебель тянется к свету и цепко обвивается вокруг опоры. Эти видимые нами движения поистине поразительны. Но и под внешне спокойным видом растительного организма скрывается незаметная, но энергичная и непрерывная деятельность, которая до сих пор ускользает от взора исследователя. Пока мы не сможем войти в это царство невидимого, тайна жизни растений и многие ее проявления будут оставаться загадочными и необъясненными.

Растения кажутся нам неподвижными, потому что их жизнь очень спокойна, молчалива. Своей относительной неподвижностью и флегматичностью они резко отличаются от энергичных животных с их быстрыми ответными движениями и реакциями органов. Непрерывно изменяющиеся условия внешней среды, сильно и глубоко влияющие на жизнь животных, безразличны и для растений. На них влияют непогода и солнечные лучи, летняя жара и зимняя стужа, засуха, дожди и многое другое. Как эти

явления воздействуют на растения? Ведь должны происходить какие-то внутренние ответные изменения, но наши глаза бессильны заметить их.

Жизнедеятельность растений, на первый взгляд, сильно отличается от жизнедеятельности животных. Но если, несмотря на кажущееся различие, можно будет доказать их общность в главном, это, несомненно, станет научным обобщением огромной важности. Это означает, что сложное устройство животного организма, так часто озадачивающее нас, не останется навсегда невероятно трудным для понимания, поскольку многие сложные вопросы жизни животных найдут свое естественное объяснение при изучении аналогичных проблем в более простой жизни растений. Это приведет к большим успехам в области физиологии, агрономии, медицины и даже психологии.

Мы почти ничего не знаем об основных законах жизни растений, так как трудности при изучении многих из них стали препятствием для исследователей. Те знания, которые мы имеем, состоят из недостаточных фактов, на которых базируются спорные и противоречивые теории. При таких обстоятельствах единственно правильным будет путь, ведущий нас не к шуму споров, а к самим фактам. Мы должны поэтому оставить пока в стороне все наши предварительные предположения и гипотезы и ставить вопросы прямо, опираясь на то, что лучшим доказательством может служить собственноручная подпись растения.

Есть профессора от науки, граничащей с мистикой, которые утверждают, что могут рассказать все о характере человека после внимательного изучения его почерка. Скептицизм при оценке подлинности подобных претензий вполне дозволен, однако, нет сомнений, что почерк действительно зависит от психического и физического состояния человека. В Хэтвальд-Хауз есть документы, написанные Гаем Фоуксом. По словам тех, кто их видел, они отличаются зловеще разным почерком. Искаженный и неразборчивый характер слов, написанных Гаем Фоуксом на земле в темные утренние часы перед казнью, когда он заставил свою руку сделать признание о совершенном преступлении, наглядно повествует о том, что случилось в мрачные часы той роковой ночи.

Если такие откровения раскрываются критическому взгляду в линиях и кривых человеческих автографов, то, может быть, следует и растения заставить давать нам свои автографы, упрощенно отражающие их внутренний мир [3]. Разумное решение этой идеи должно заключаться в получении записи ответа организма на вопрошающее воздействие. Когда животное подвергается внешнему раздражению, оно может ответить по-разному: если обладает голосом — то криком, если немо — движением органов тела. Внешнее воздействие — это раздражитель; ответ организма — его реакция. Заставив каким-то образом растений ощутимо реагировать на воздействие, мы сможем судить о возбудимости растений по характеру их реакций. При возбужденном состоянии даже самый слабый раздражитель вызывает чрезвычайно сильную реакцию; при подавленном состоянии даже сильное воздействие

вызывает только слабый ответ; и, наконец, когда смерть побеждает жизнь, резко обрывается способность отвечать на что бы то ни было.

Пока мы живем, мы отвечаем так или иначе на любые воздействия окружающей среды. Раздражитель действует на вещество, осуществляющее молекулярную перестройку, которая приводит к возбуждению, и эта перестройка проявляется по-разному, в зависимости от способа выражения. Обратим, например, внимание на различные эффекты, которые производит один и тот же электрический ток в разных объектах. Действуя на один тип объектов, он вызывает движение; в другом, — скажем, в электрическом звонке — производит звук, а в третьем дает вспышку света. Подобным образом раздражитель, действующий на живые ткани, может вызвать возбуждение, которое обнаружит себя по-разному в различных органах.

Возьмем сначала знакомый пример — ответ движением; капля кипящей воды, попадая на руку, вызывает сокращение мышц и отдергивание руки. То же происходит и с листом чувствительного растения — мимозы, который моментально опускается при ударе. При возбуждении от прикосновения раскрытый лист венеериной мухоловки захлопывается, захватывая добычу. Здесь снова, кроме механического движения, можно, как мы увидим, получить электрический ответ на раздражитель, и чувствительный гальванометр обнаружит электрический ток всякий раз, когда живая ткань возбуждается. И, наконец, среди форм ответа мы имеем дело с самым ощущением.

Зрение — это характерный ответ сетчатки глаза, слух — ответ уха и т. д. И в ощущении различные участки мозга действуют так же, как многие реагирующие органы. Для лабораторного исследования можно взять, например, глаз лягушки вместе со зрительным нервом, соединенным, помимо мозга, с гальванометром. Всякий раз, когда вспышка света попадает на сетчатку, стрелка гальванометра немедленно отклоняется, точно так же и специфические реакции в мозге проявляются как ощущение.

Итак, мы видим возможность получения некоторых типов записей ответов растений, с помощью которых можно обнаружить изменения их внутреннего состояния. Для того чтобы преуспеть в этом, мы должны, во-первых, открыть ту непреодолимую силу, которая принудит растение дать ответный сигнал, во-вторых, найти способы превращения этих сигналов в понятную форму записи и, в-третьих, должны изучить специфическое значение записанных знаков.

Кроме того, для ответа на вопрос, существует ли закономерная общность в ответах растений и животных, надо прежде всего выяснить, свойственна ли чувствительность всем растениям и их органам или только некоторым из них. Далее следует сравнить характерные ответы растений и животных в одинаковых условиях, чтобы узнать, сходны ли между собой обычные ответы и их вариации при изменении условий.

Когда животное получает сигнал, оно не отвечает немедленно. Существует короткий промежуток времени между моментом воздействия и началом ответа. Это время называется *латентным периодом*. Невропатолог узнает

о состоянии своего пациента по этой паузе больше, чем может рассказать сам больной. У растения тоже проходит определенное время между воздействиями и ответом. Изменяется величина латентного периода, как у животных, при изменении внешних или внутренних условий? Можно ли само растение заставить написать для нас об этом очень непродолжительном латентном периоде?

Далее, способно ли растение возбуждаться различными раздражителями, возбуждающими животных? Локально это возбуждение, или оно распространяется импульсами, идущими по всему растению и вызывающими движение на расстоянии? Если импульс распространяется, то каким способом и каковы те условия, при которых импульс ускоряется, тормозится или полностью исчезает? Можно ли само растение заставить записать скорость движения и ее изменение? Есть какое-либо сходство между нервным импульсом у животного и возбуждающим импульсом у растения?

Более или менее хорошо известно характерное действие различных отравляющих средств на организм животного. А растение подобным же образом восприимчиво к их действию? Меняется ли эффект действия яда с изменением его дозы? Можно ли приостановить эффект одного яда действием другого, противоядия?

У животных есть пульсирующие органы, — такие, как, например, сердце. А есть ли самопроизвольно сокращающиеся ткани у растений? Если да, то одинаково ли влияют внешние условия на автоматическую пульсацию у животных и у растений? И в чем заключается истинное значение автоматизма самопроизвольных пульсаций?

Рост — наиболее важный пример автоматизма. Но скорость роста так мала, что мы непосредственно его не наблюдаем. Как увеличить этот рост, чтобы его можно было легко измерить? Как изменяются эти бесконечно малые движения под влиянием света, прикосновений или электрического раздражения? Какие изменения возникают при избытке или недостатке воды и при действии ядов? Какова природа главных факторов, стимулирующих или замедляющих рост?

И последнее: когда любым из многочисленных путей жизнь, наконец, угасает, возможно ли определить критический момент? Дает ли умирающее растение какой-нибудь безошибочный знак о том моменте, когда его активность угасает навсегда?

Глава II

ПОЧЕРК РАСТЕНИЯ

Мы в полной мере сознаем то, что растения — это немые и довольно пассивные создания; и если они не дадут нам никаких сигналов, то мы не сможем прочитать их историю. Немые люди понимают друг друга без слов, по движению своих пальцев. Давайте посмотрим, как мы можем узнать что-либо о них? Когда мы слегка постукиваем по пальцу руки немого, мы действуем как вопрошающий удар или раздражитель, и палец отвечает. Но как сильно? Это зависит от самочувствия. Если человек чувствует себя хорошо, палец реагирует энергично, если человек подавлен, то такое же прикосновение вызовет очень слабый ответ, а если мертв — ответа вообще не будет.

Предположим, мы прикрепили к пальцам немого карандаш, а под карандашом поместили передвигающийся лист бумаги. Тогда в приведенном выше случае можно получить три типа ответов. Если немой человек возбужден, линия, вычерчиваемая карандашом, окажется длинной, если угнетен — короткой, а после смерти ответа совсем не последует. Таким образом, по длине линии можно судить о состоянии немого человека.

Примерно так же можно выявить жизнедеятельность растения по величине движения в ответ на вопрошающее воздействие. Хотя все растения обладают весьма ограниченной подвижностью, часть из них, так называемые «чувствительные» растения вообще и, в частности *Mimosa pudica*, способны к активным движениям, похожим на движения животных. Общий вид двух листочков мимозы дан на рис. 1: левый листок в обычном открытом состоянии, правый поник от удара.

Необычайно захватывающее занятие наблюдать за движениями мимозы. В Бенгалии мимозу называют «стыдливой невестой» из-за того, что она так чувствительна и сжимается при малейшем прикосновении. Дети часами играют с мимозой, которая отвечает импульсивными движениями на любое раздражение.

Открытый лист мимозы может быть уподоблен горизонтально вытянутой руке с расставленными пальцами. Во избежание длинных описаний скажу, что для различных частей листа приняты определенные короткие названия.

Главный стебель листа, или черешок, похож на руку, а четыре подчерешка — на расставленные пальцы. Ударьте по руке, и мышцы руки сократятся, а пальцы сожмутся, так и лист мимозы, если по нему слегка ударить, поникнет, и черешочки спадаются вместе. Листочки, сидящие в определенном порядке парами на черешочке, тоже чувствительны и сжимаются. Движения выполняются сокращением чувствительной ткани листовой подушечки в различных сочленениях, которая сокращается как мышца у животных. В месте сочленения листа со стеблем имеется большая подушечка, четыре небольшие листовые подушечки располагаются в местах соединения четырех подчерешков с главным черешком, и есть еще много мельчайших листовых подушечек там, где листочки прикрепляются к подчерешкам.

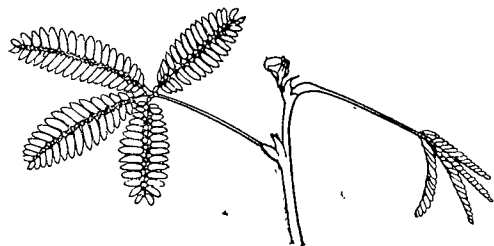


Рис. 1. Листья мимозы в раскрытом состоянии (слева) и в сокращенном после раздражения (справа)

Изумительным механизмом движения обладает мимоза; три раздельных движения осуществляет ее лист. Главный черешок листа сгибается вниз, четыре подчерешка двигаются латерально и спадаются вместе, маленькие пары листочков вытягиваются вверх. И разве удивительно, что нас пленяет это живое проявление движения растений.

Если один из концевых листочков ущипнуть, порезать ножницами или дотронуться до него нагретой проволокой, то можно видеть, что импульс распространяется внутрь, так сказать, вперед по стеблю. Пары листочков спадаются друг с другом в определенной последовательности, все подчерешки сходятся вместе, а черешок падает вниз. При сильном раздражении возбуждение проходит по стеблю и вызывает падение других удаленных от раздражаемого листьев.

Остановим свое внимание на движении черешка и попробуем понять, почему он падает. Посмотрим на сократительную ткань в месте присоединения листа на стебле или листовую подушечку, которая является двигателем органа и служит как бы пружиной листа при его движениях. Нижняя часть листовой подушечки гораздо чувствительнее верхней — примерно в 80 раз, как показало тщательное измерение. Поэтому, когда мы раздражаем лист, обе части подушечки сокращаются, но из-за более сильного сокращения нижней части лист сгибается вниз. Активное укорочение нижней части листовой подушечки невелико, но, поскольку длинный черешок умножает действие, ответное движение отчетливо заметно.

Остановим свое внимание на движении черешка и попробуем понять, почему он падает. Посмотрим на сократительную ткань в месте присоединения листа на стебле или листовую подушечку, которая является двигателем органа и служит как бы пружиной листа при его движениях. Нижняя часть листовой подушечки гораздо чувствительнее верхней — примерно в 80 раз, как показало тщательное измерение. Поэтому, когда мы раздражаем лист, обе части подушечки сокращаются, но из-за более сильного сокращения нижней части лист сгибается вниз. Активное укорочение нижней части листовой подушечки невелико, но, поскольку длинный черешок умножает действие, ответное движение отчетливо заметно.

Регистратор ответов

Теперь я опишу метод регистрации движений в ответ на раздражение. Лист мимозы прикрепляется тонкой нитью к одному концу рычага (рис. 2); на другом конце подвешен небольшой груз, натягивающий нить. От середины рычага под углом вправо отходит тонкая проволока с заостренным концом, который служит писчиком. Этот кончик проволоки касается записочной стеклянной пластинки и записывает на ней движение. Пластинка скользит вниз под действием силы тяжести со скоростью, регулируемой часовым механизмом.

Можно раздражать растение способами, вызывающими боль и у людей, — щипком, раскаленной проволокой или каплей кислоты. Но эти приемы причиняют серьезный вред растению и поэтому неудобны, особенно для повторения. Лучше применять раздражение электрическим током от индукционной катушки, что имеет ряд преимуществ: во-первых, электрический ток небольшой силы не повреждает растение, во-вторых, можно добиться

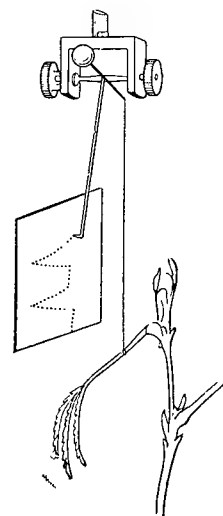


Рис. 2. Схематическое изображение регистраатора ответов

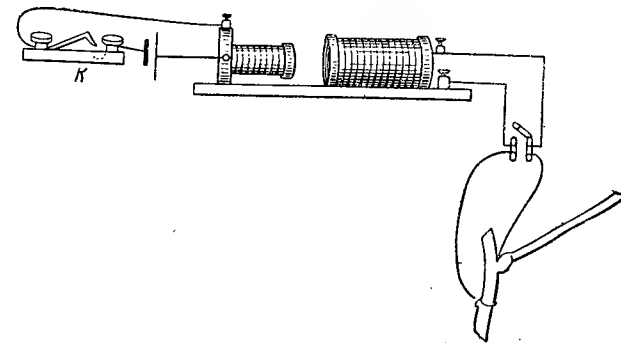


Рис. 3. Устройство для нанесения индукционного удара
К — ключ замыкания первичной цепи

абсолютного постоянства величины раздражения и, в-третьих, силу воздействия можно постепенно изменять, если это потребуется. Индукционный аппарат состоит из двух катушек — первичной и вторичной. Силы тока увеличиваются по мере сближения вторичной и первичной катушек (рис. 3).

Когда лист в момент возбуждения сгибается вниз, он тянет правый конец рычага, в то время как писчик движется влево и вычерчивает восходящую линию. После удара лист медленно возвращается в исходное положение и, выпрямляясь, отмечает нисходящую кривую восстановления. Две линии,

идущие вверх и вниз, вместе составляют кривую отдельного ответного импульса. Восходящая кривая, соответствующая сокращению, длится немногим более секунды, тогда как на восстановление требуется около 12 мин.

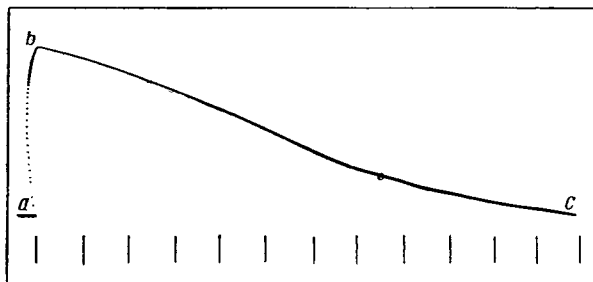


Рис. 4. Кривая записи одиночного листа мимозы
Вертикальные черточки ниже записи отмечают минутные интервалы
ab — опускание листа; bc — восстановление

На рис. 4 изображена запись ответа мимозы; эта запись представляет в сущности и наше ощущение после удара. Боль от удара мы чувствуем мгновенно, но должно пройти некоторое время, чтобы ощущение боли исчезло.

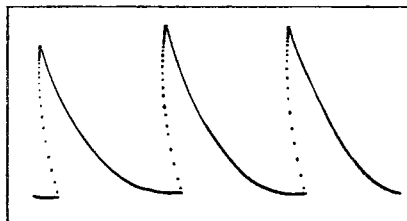


Рис. 5. Запись последовательных однородных ответов мимозы

Когда мимоза полностью восстановит свое первоначальное состояние, можно дать второй удар той же силы.

Если условия опыта остались прежними, второй ответ должен быть подобен первому, и это действительно так (рис. 5). Если растение чем-либо угнетено, это сразу выразится в подавлении его ответов.

Резонирующий регистратор

Однако я должен отметить серьезные трудности при получении четких записей от растений. Сила сокращения мышцы достаточно велика, чтобы пренебречь трением, возникающим на поверхности пластинки при записи. А натяжение, производимое двигательным органом растения, ничтожно.

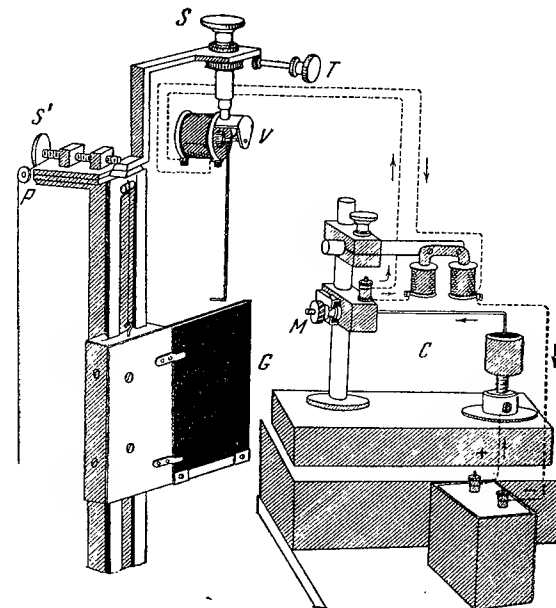


Рис. 6. Верхняя часть резонирующего регистратора (по фотографии)

Если писчик долго соприкасается с поверхностью закопченного стекла, его давление может заметно изменить или задержать движение. Это затруднение устраняется заменой постоянного контакта прерывистым, который вместо непрерывной линии дает серию точек. Такую запись осуществляет мой резонирующий регистратор (рис. 6), основанный на принципе резонирующей вибрации.

Если струны двух скрипок одинаково настроены, то звучание струны одной скрипки вызывает вибрацию в резонанс у другой. Предположим, мы настроили писчик V вибрировать сто раз в секунду; если звук нашего голоса дает колебание воздуха сто раз в секунду, писчик начнет вибрировать в резонанс. Он не будет при записи продолжительно оставаться в контакте с пластинкой, а будет ставить на ней сто точек в секунду. Таким образом,

интервал между одной точкой и следующим изображением составит одну сотую секунды.

С хорошими приборами можно измерять и такие небольшие интервалы, как одна тысячная секунды. Ясно, что резонирующий регистратор не только не имеет недостатков, обусловленных трением, но и позволяет отмечать любые требуемые для работы короткие промежутки времени.

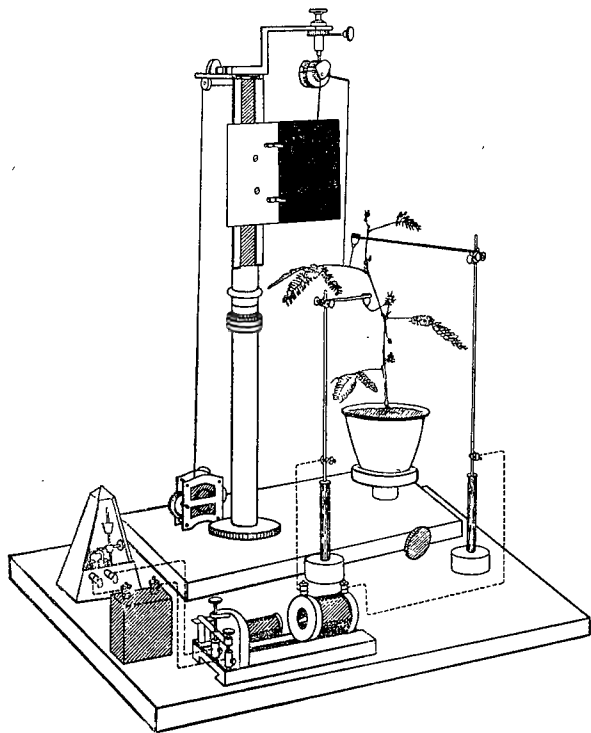


Рис. 7. Общий вид аппаратуры для записи ответов мимозы

При помощи этого прибора мы добились успеха в получении записи растением своего ответа на определенный испытываемый раздражитель; а для того чтобы полученные результаты не зависели от любых индивидуальных особенностей, было сделано приспособление, позволяющее растению, прикрепленному к записывающей аппаратуре, автоматически возбуждаться абсолютно постоянным раздражителем через промежутки времени, равные периоду восстановления, и повторно совершать весь цикл без какого-либо вмешательства со стороны наблюдателя. На рис. 7 показан общий вид аппаратуры

Чувствительные и обычные растения

Мы привыкли относиться к растительному миру, как к нечувствительному: мимоза и несколько других чувствительных растений считались обычными исключениями. Оправданием такого деления растений на два класса служит то, что, в то время как мимоза при прикосновении совершает активные движения, обычные растения, как всем кажется, остаются пассивными и неподвижными. А нельзя ли это отсутствие способности двигаться отнести не за счет нечувствительности, а за счет некоторой силы, препятствующей движению?

Вообразите двух людей одного роста и одинаковой силы, связанных спинами друг с другом, которых ударили в одно и то же время. Каждый старается податься вперед и таким образом балансирует и уравнивает движения другого. И были бы мы правы, думая, что эти два человека нечувствительны к ударам?

Что касается движений мимозы, то давайте на минуту представим себе, что получится, если верхняя половина листовой подушечки будет такой же чувствительной, как и нижняя. Эти две половинки тогда действовали бы подобно двум противоположным мышцам, предотвращая всякое движение. Парадоксальным может показаться то, что эта чувствительность мимозы зависит от сравнительной неактивности одной половины ее двигательного органа. Это как если бы в нашем примере мы связали сильного человека с более слабым: ответ первого был бы тогда очень наглядным.

В молодом стебле обычного растения ткань почти в одинаковой мере везде чувствительна, так что противодействующий момент одной стороны уравнивается противоположной стороной. Следовательно, при симметричном раздражении стебель не отвечает изгибом в ту или иную сторону, однако он испытывает сжатие и сокращение в такой слабой степени, что оно остается незамеченным. И все же такое сокращение у обычных растений можно уловить при помощи регистратора высокой чувствительности. Ответ обыкновенного стебля, как потом было обнаружено, очень и очень похож на ответ чувствительной мимозы, хотя и проявляется в меньшей степени.

Скручивание усиков

Следующий опыт поразительный в смысле демонстрации чувствительности у обычных растений. Усик, обвивающийся вокруг какой-либо опоры, обрезался и освобождался от опоры. Казалось, что он вовсе нечувствителен, но при пропускании сильного электрического разряда он тут же начинал раскручиваться, производя при этом судорожные движения, подобно червяку, прижатому к земле.

Объяснение этого необычного явления следующее: усик, прикасаясь к колышку, обвивается, как всем известно, вокруг этой опоры. Внутренняя

поверхность спирали становится грубой от постоянного трения, тогда как внешняя сторона остается сравнительно более чувствительной. Внешняя, или выпуклая, часть усика — это все равно, что нижняя сторона листа у мимозы, и она-то фактически и сокращается при возбуждении. Сильное сокращение выпуклой стороны при раздражении электрическим током обуславливает раскручивание усика. Такие опыты, как этот, доказывают, что разграничение растений на чувствительные и обычные абсолютно не оправдано; разница между ними состоит лишь в степени чувствительности.

Мы увидим в следующей главе, что растения подвергаются глубокому влиянию изменяющихся внешних условий и что можно заставить их проявить ничтожные внутренние изменения, получая ответ на применяемые к ним вопрошающие воздействия.

Глава III

ПОВЕДЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Разнообразные движения животных выполняются мышечным механизмом, который у них служит для определенной цели. Ответ почти мгновенен, когда необходимо быстрое движение, и весьма замедлен у вялых животных. Это явление подтверждается изучением реактивности мышц у различных животных. Если раздражать электрическим током кожную мышцу лягушки, то для приведения мускульного механизма в действие требуется определенное время, т. е. существует некоторый промежуток времени между приложением электрического удара и возникающим движением. Этот отрезок

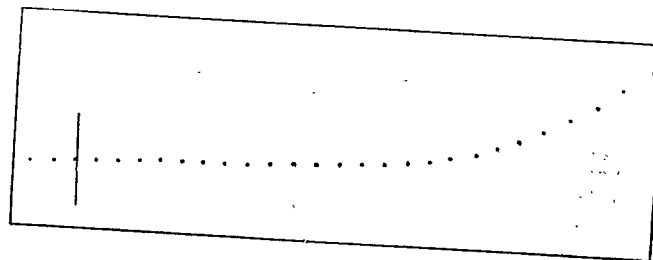


Рис. 8. Запись латентного периода у мимозы регистратором с 200 колебаниями в секунду

времени, как известно, называется *латентным периодом*; для лягушки он составляет около 0,01 сек. Латентный период намного длиннее для мало-подвижной черепахи. Отчего зависят эти различия в скорости двигательного механизма? В следующей главе будет сделана попытка ответить на этот вопрос.

У человека ответ на электрическое раздражение также не мгновенен; между раздражителем и ответом проходит некоторое время. Более того, продолжительность самого латентного периода непостоянна в течение всего дня даже для одного и того же индивидуума. Мы более или менее вялы, ког-

да поднимаемся утром, становимся бодрыми в середине дня и устаем к концу рабочего дня.

Обладает ли двигательный механизм растения теми же специфическими свойствами, что и у животных? Отвечает ли растение на электрический удар немедленно или существует определенный латентный период? Органы чувств человека недостаточно остры для выполнения таких точных измерений; необходимо, следовательно, сделать так, чтобы растение само регистрировало мельчайшие доли секунды. Выше уже было объяснено, каким образом резонирующий регистратор записывает ответ на стеклянную закопченную пластинку, скользящую вниз под действием силы тяжести. В определенный момент движения пластинки появляется электрический контакт, в результате которого растение подвергается раздражению током.

Необходимо помнить, что в то же самое время колеблющийся писчик непрерывно отмечает время. В приводимом опыте отметки следуют одна за другой с интервалом в 0,005 сек. Растение получило электрический удар в момент, отмеченный вертикальной линией (рис. 8), но сразу ответа не последовало. Даже после десяти точек ответа еще нет. И только после пятнадцатой точки растение ответило движением. Латентный период у данного исследуемого растения, следовательно, составил 0,075 сек.

Утомление

Рассмотрим влияние утомления на продолжительность латентного периода. Латентный период исследованного неустоленного растения был равен 0,1 сек. Вторая запись получена в тот момент, когда растение не вернулось к норме после полученного удара и находилось, следовательно, в состоянии утомления. В этом случае латентный период увеличился с 0,1 до 0,14 сек. Если утомления нет, ответы более энергичны, и кривая записи более пологая. При утомлении ответ замедляется, и увеличивается крутизна кривой (рис. 9).

Итак, растение становится малоподвижным и неактивным при утомлении; если же утомление будет чрезмерным, то растение вообще не сможет отвечать. В этих исключительных условиях оно потребует по крайней мере полчаса полного отдыха для восстановления своего обычного состояния.

Растение проявляет усталость и по-другому, а именно: уменьшением амплитуды своего ответа. В приводимом опыте сперва получают три нормальных ответа с интервалом в 15 мин., достаточным для полного отдыха. Затем период отдыха сокращают до 10 мин. для последующих трех ответов, в результате чего наступило угнетение, обусловленное утомлением. После вновь предоставленного (полного) периода отдыха нормальная деятельность растения восстановилась (рис. 10).

Из этого примера видно, насколько поведение растения похоже на поведение человека. В некоторых отношениях растение даже является как бы сверхчеловеком! Мне пришлось это на ум однажды в лаборатории, когда я за-

писывал ответы мимозы. Получаемые ответы были однородными, но внезапно наступило угнетение, появлению которого я не мог найти сперва никакого объяснения, так как все окружающие условия оставались неизменными.

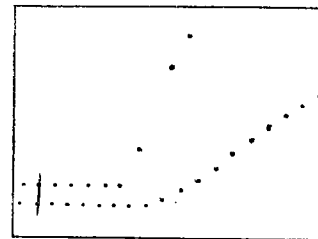


Рис. 9. Действие утомления на продолжительность латентного периода

Верхняя запись — норма; нижняя — при утомлении; частота колебаний 50 раз в секунду

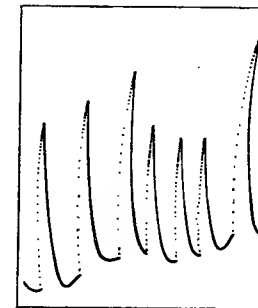


Рис. 10. Утомление при укороченном периоде отдыха

Первые три однородных ответа получены при интервале в 15 мин. Вторые три при периоде восстановления, укороченном до 10 мин., проявляют утомление. При возвращении к интервалу в 15 мин. последняя запись показывает восстановление нормального ответа

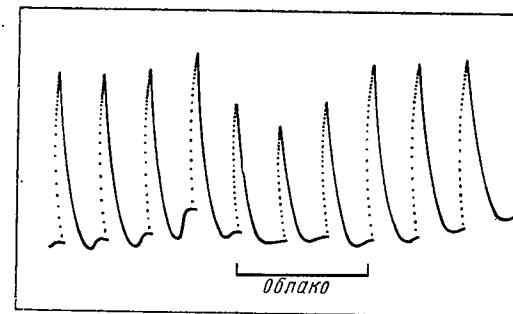


Рис. 11. Влияние проходящего облака

Однако, выглянув в окно, я заметил облака, заслонившие солнце. Растение тонко восприняло легкое потемнение, не замеченное мною. Когда же туча прошла, растение снова, как видно из записи, вернулось к своему нормальному ответу (рис. 11).

Влияние температуры

На растение действует не только свет, но также и изменения температуры. Существует более или менее определенная температура, при которой мимоза наиболее активна. Эта оптимальная температура равна 33°C , или 91°F . Когда температура понижается до 11° , растение впадает в оцепенение и более

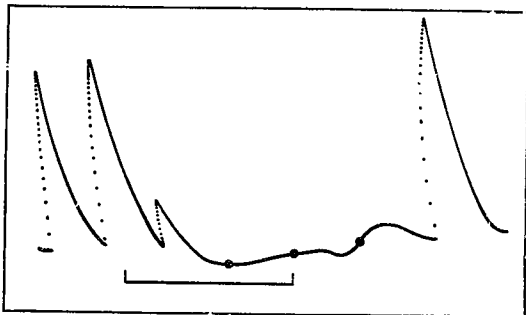


Рис. 12. Действие сильного охлаждения
Внезапное подавление, сопровождаемое потерей возбудимости
со стойким последствием

или менее парализуется холодом. Даже небольшое дальнейшее снижение температуры приводит к полной потере чувствительности. На рис. 12 видно, что растение, подвергнутое сильному охлаждению, целиком теряет чувствительность. Линия внизу показывает продолжительность пребывания на холоде, после которого растение было вновь помещено в нормальную температуру. Парализующее действие холода достаточно устойчиво, о чем говорит отсутствие ответов на раздражение в моменты, отмеченные на рисунке большими точками. Когда температура поднимается высоко, растение угнетается жарой и сила его ответов уменьшается. При слишком высокой температуре растение подвергается как бы тепловому удару и погибает.

Зона восприятия

Претензии человека на особую чувствительность к грубому раздражению неосновательны, так как есть немало растений значительно более чувствительных, чем повелитель мироздания — человек. Надо, однако, принять, что растение не слышит, поскольку оно крайне слабо реагирует на звук. Совсем по-иному обстоит дело в отношении восприятия различных участков спектра видимых и невидимых световых лучей. Среди многообразных волн эфира человеческая сетчатка воспринимает только часть спектра, лежащую между красным и фиолетовым [4]. Растение не только ощущает видимый свет, но также и невидимые ультрафиолетовые и инфракрасные волны двух противоположных частей спектра.

Острота восприятия

Самый чувствительный орган у человека — это непокорный язык! До изобретения чувствительных электрических приборов очень слабые электрические токи распознавались с помощью языка. Это можно легко проверить, если поместить две монеты, медную и серебряную, выше и ниже кончика языка. Как только две монеты соприкасаются, возникает слабый электрический ток в результате контакта двух различных металлов. Раздражение, вызванное прохождением электрического тока, приводит к возникновению специфического вкуса. Средний европеец может воспринимать слабый ток в 6 мка. Эта величина, по-видимому, подвержена отклонениям, зависящим от расовых особенностей. Можно ожидать, что язык кельта будет более чувствительным, чем язык англосакса. Во всяком случае мои индийские студенты проявляют вдвое большую чувствительность, чем средний европеец [5]. Но оказывается растение биофитум в 8 раз чувствительнее европейца и в 4 раза уроженца Индии. Эти факты неожиданны и в то же время озадачивают. Они показывают, что претензии человека и животных быть чувствительнее своих презираемых «растительных собратьев» при ближайшем рассмотрении не выдерживают критики.

Выше я говорил о восприятии растением электрического тока, о притупляющем действии утомления на ответное сокращение и о способности растения улавливать малейшие колебания в освещении — с неутомляемостью, превосходящей способности человека.

Здесь, естественно, возникает вопрос, приложимо ли к растениям понятие сознания? Трудность лежит в определении понятия сознания и в проведении черты, ниже которой сознания нет и выше которой оно входит в жизнь [6].

Существуют два пути, по которым могут быть раздвинуты границы наших представлений о жизни. Мы можем начать с утверждения, согласно которому различные типы живущих организмов были созданы с присущими им физиологическими и психологическими свойствами. Или же, отыскивая сходство между связанными формами, мы можем поверить в их постепенную эволюцию и, благодаря трудам Дарвина, приложить эту теорию к возникновению различных форм жизни. Процесс эволюции был активным не только в развитии новых форм, но и в развитии специальных механизмов преобразования различных жизненных функций. Все еще существует давно утвердившееся мнение, что физиологические механизмы животных и растений вследствие того, что они развивались по расходящимся линиям, принципиально различаются; однако представленные здесь данные дадут возможность показать полную несостоятельность такого мнения.

Возвращаясь к вопросу о сознании, мы обычно говорим, что наши любимые животные, собаки например, обладают им. Мы говорим так из-за наших симпатий к ним, но есть ли сознание у рыб? Одни скажут да, другие — нет. Где же в царстве животных сознание входит в жизнь? Бергсон [7] обсуждает эту проблему в своем труде «Энергия ума». «Отнюдь не

следует, что сознание не может существовать без мозга. Чем ниже мы будем опускаться по эволюционному ряду животных, тем более упрощаются и разобщаются между собой нервные клетки и, наконец, совсем исчезают, сливаясь с недифференцированной массой организма. Далее, если на вершине лестницы живых существ сознание связано с очень сложными нервными центрами, то не должны ли мы предположить, что оно сопровождает нервную систему до самых нижних ступенек и, когда нервное вещество объединено с еще не дифференцированной живой материей, сознание все же диффузно рассеяно, а не исчезло совсем? Поэтому теоретически все живое — чувствующее. В принципе, сознание неотделимо от жизни. Амеба, например, в присутствии тела, которое может служить ей пищей, выпускает отростки, способные захватывать и обволакивать чужеродные частички. Эти псевдоподии, в сущности, настоящие органы и, следовательно, механизм; однако они только временные органы, появившиеся для определенной цели... Весьма вероятно, что сознание, вообще присущее всему живому, лишь скрыто там, где нет длительного самопроизвольного движения, а проявляется тогда, когда начинается активная жизнедеятельность».

Сознание у животных неразрывно связано с самопроизвольными или произвольными движениями, обусловленными скрытыми внутренними причинами. Сознание ассоциировано с нервными ответами. Принято считать, что эти две важнейшие черты не присущи растениям.

Оставляя в стороне метафизические вопросы, в которых расходятся мнения авторитетов, обратимся непосредственно к экспериментальным фактам и их значению. Ниже будет показано, что у высших животных нет характерных черт, не превосхищенных растениями. Как мы обнаружим, все растения, даже самые неподвижные деревья, воспринимают и явно отвечают на раздражения внешнего мира; даже характерные для животных самопроизвольные движения не только не отсутствуют или потенциально скрыты, но активно проявляются в жизни растений. В следующей главе я опишу некоторые опыты, доказывающие наличие у многих растений нервной системы с высокой степенью дифференциации.

Более того, у растений есть исключительно чувствительные механизмы, с помощью которых различные части растения могут становиться в более выгодную позицию к окружающей среде, осуществляя тем самым своего рода регуляцию, напоминающую нам поведение животных.

Когда сознание входит в жизнь человека от момента оплодотворения и до того, как он достигает полного развития? Не видим ли мы, что оно все время существует; сперва скрыто, а затем постепенно вырастает и достигает полного расцвета? Иными словами, происходит продолжительная эволюция от зачаточного состояния к высшему совершенству. И поэтому нет никакого унижения в нашем сходстве с низшими из низших, а скорее должно являться предметом гордости то, что человек в борьбе занял высшее место, пройдя путь от массы протоплазматического геля до своего нынешнего положения.

Глава IV

ОТРАВЛЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Сокращение чувствительных листовых подушечек мимозы дает нам возможность получать запись механического ответа растения. Схожесть функций двух сократительных органов, листовой подушечки и мышцы, не ограничивается проявлением видимого движения, а может быть прослежена вплоть до протоплазматического механизма.

Черепаша и заяц

Что касается быстроты движения мышц у животных, то, например, между черепахой и зайцем есть очевидные различия; у быстрых животных — ответы быстрые, у медленных — медленные. Летательные мышцы хищных птиц, таких, как сокол, очень активны, мышцы гуся менее активны, а у домашних птиц мышцы почти совсем не активны и практически утратили силу для полета. В чем причина различий в скорости действия? Весьма любопытно, что и растения имеют три типа моторных органов — активные, полуживые и неактивные, соответственно трем типам у животных.

Двигательные ответы листовой подушечки

У *Mimosa pudica* скорость движения в ответ на раздражение очень велика, сокращение совершается в секунду. У других чувствительных растений скорость движения сравнительно ниже, как, например у *Neptunia oleracea*, внешне не похожей на *Mimosa pudica*. Нептуния пышно растет на озерах, и для того, чтобы лучше держаться на воде, вокруг стебля у нее нарастает пробковый пояс. У нептунии движение листьев настолько медленное, что для полного их закрывания требуется не меньше минуты. И, наконец, листовая подушечка ползучей фасоли (*Phaseolus*) отличается крайне слабыми и медленными движениями.

Обратим внимание на двигательный орган — клетки коры листовой подушечки мимозы, сокращение которых приводит к опусканию листьев. Листовые подушечки фасоли, как уже установлено, неактивны, хотя анатомическое строение их коровых клеток похоже на строение таких же клеток

мимозы. Одинаковая анатомия часто вводила нас в заблуждение относительно истинной функции органа; на примере приведенного выше факта будет показана ошибочность такого критерия. Не анатомическая структура, а протоплазматическое строение этих тканей придает органу физиологическую эффективность при проявлении специфической функции. Как мы увидим, деятельность органа зависит от наличия определенного активного вещества в протоплазме.

Границы мышечной ткани

Как можно обнаружить активное вещество? Если рассмотреть продольный срез листовой подушечки мимозы под микроскопом, то невозможно

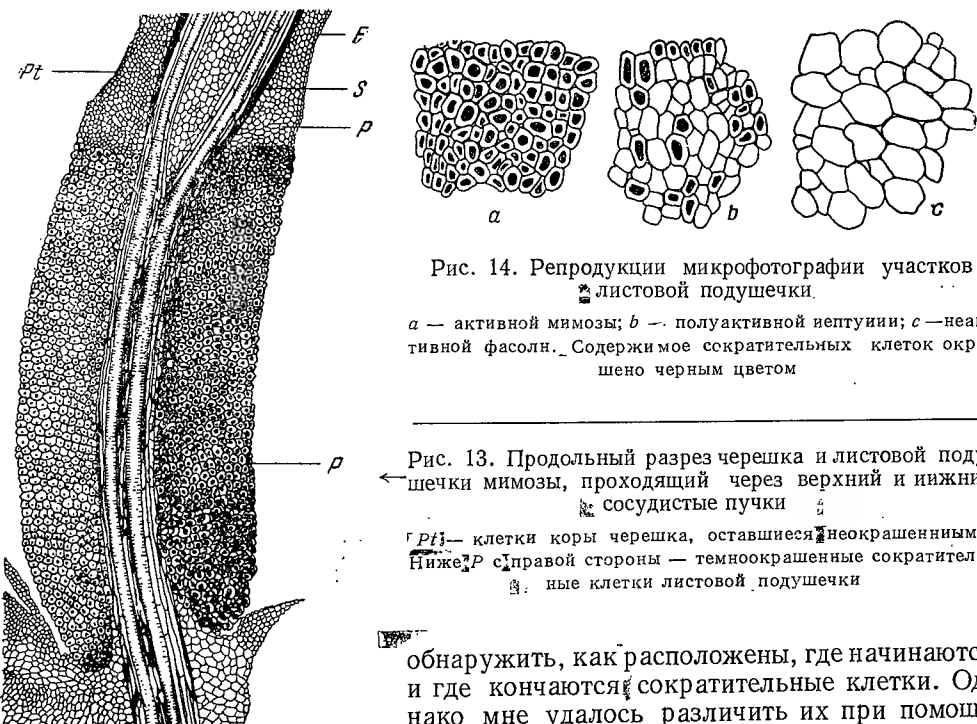


Рис. 13. Продольный разрез черешка и листовой подушечки мимозы, проходящий через верхний и нижний сосудистые пучки

Рис. 14. Репродукции микрофотографии участков листовой подушечки.
а — активной мимозы; б — полуактивной нептунии; с — неактивной фасоли. Содержимое сократительных клеток окрашено черным цветом

Рис. 14. Репродукции микрофотографии участков листовой подушечки мимозы, проходящий через верхний и нижний сосудистые пучки

Рис. 14. Репродукции микрофотографии участков листовой подушечки мимозы, проходящий через верхний и нижний сосудистые пучки

обнаружить, как расположены, где начинаются и где кончаются сократительные клетки. Однако мне удалось различить их при помощи избирательного окрашивания сафранином. Эта

краска дает очень хорошие результаты; кажется, что рука с самым пристальным вниманием выбрала все сократительные клетки и окрасила их протоплазму в темно-малиновый цвет (рис. 13).

Очертания сократительной ткани четко обозначены, окрашенная протоплазма активных клеток выглядит под большим увеличением в виде гранул.

Обнаружено, что у полуактивной нептунии окрашенные сократительные клетки не расположены компактно, как у мимозы, а рассеяны островками. Не окрашиваются клетки листовой подушечки неактивной фасоли; в них совсем нет активного вещества (рис. 14). Интересно, что активность мышц животных также зависит от наличия и соответствующего распределения активного вещества (рис. 15). Таким образом, листовую подушечку можно рассматривать как орган, функционально эквивалентный активной мышце животного.

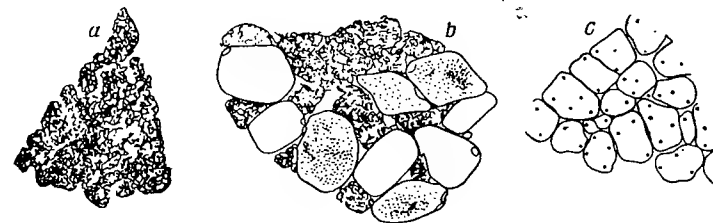


Рис. 15. Поперечные срезы грудной мышцы

а — сокола; б — гуся; с — домашней птицы. Относительное количество гранулярного вещества (показано темным цветом) изменяется прямо пропорционально летательной способности птиц (по Кноллю)

Всякого рода движения зависят обязательно от окисления или сгорания. В машине скорость движения механизма пропорциональна скорости потребления горючего; чем выше скорость сгорания, тем выше скорость движения. В живой машине скорость окисления тоже играет важнейшую роль в регуляции скорости движения, и активное вещество, как установлено, обладает высокой способностью к окислению.

Изменение ответов

В дальнейшем мы подробно изучим изменение ответа у растений при изменении внешних условий. В последней главе показано, что ответы растений имеют много общего с ответами животных и даже человека и что растения подобно нам подвержены влиянию света и темноты, жары и холода, отдыха и утомления. Есть и другие факторы, глубоко воздействующие на нас, например чистота или загрязненность воздуха, которым мы дышим. Помимо этого, есть различные яды, оказывающие на нас различные действия, благоприятные или вредные.

Возьмем, для примера, воздух, которым мы дышим. Испорченный воздух городов угнетает нас и снижает общий тонус, а поездка на лоно природы с озонированным воздухом соснового бора сохраняет здоровье и энергию. Понятен вред непроветренной комнаты и необходимость хорошей вентиляции.

Сейчас известен целый ряд наркотиков, употребляемых нами от бессонницы или для усыпления при хирургических операциях. Некоторые яды, например эфир, для человека практически безопасны: человек под его действием теряет сознание, но на свежем воздухе приходит в себя. Хлороформ более сильный высокоэффективный наркотик, и большая доза его легко может привести даже к смерти.

Теперь выясним — все ли и любые ли из этих реакций, столь специфичных для животных и человека, свойственны растениям. Сначала нужно найти метод, с помощью которого можно подвергать растение воздействию различных газов и паров наркотиков. Для этого растение помещается в стеклянную камеру, имеющую входное и выходное отверстия. Газы и пары заполняют камеру, вытеснив воздух через выходное отверстие. Чтобы наблюдать повторное действие, надо затем вновь наполнить камеру чистым воздухом. Если газы временно наркотизируют растение, то введение свежего воздуха оживляет растение. Но если доза превышает границы безопасности или если газ является сильным ядом, то наступает необратимое состояние, кончающееся смертью.

Жидкие яды омывают корни или разрезы стебля, всасываются растением и расходятся по его тканям.

Углекислый газ

Сначала я опишу действие углекислого газа. По общему мнению, растения могут жить там, где не могут животные — в смертельной атмосфере углекислого газа. Однако запись показывает, что вместо бурного роста растение задыхается так же, как и человек. Но растение испытывает облегчение, когда вводится свежий воздух! (рис. 16). В связи с этим мы должны вспомнить, что большинство живых существ, включая и растения, нуждаются в кислороде для дыхания. Правда, в отличие от животных, на свету зеленые растения способны усваивать углекислый газ из воздуха, выделяя кислород и фиксируя углерод для своего питания. Этот процесс ассимиляции углерода не надо смешивать с использованием кислорода при дыхании.

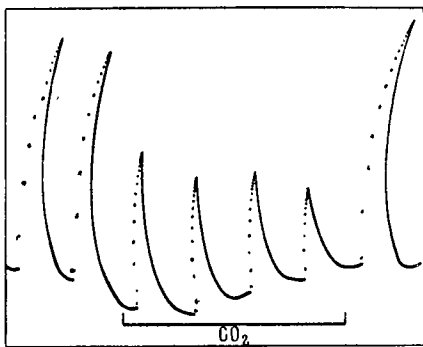


Рис. 16. Действие углекислого газа

Дыхание — необходимое условие поддержания жизни и растений и животных.

В противоположность действию углекислоты бодрящее действие озона выражается в усилении ответа.

Сероводород

Хорошо известно, что многие растения не могут существовать в городских условиях. Например, чувствительное растение *Biophytum sensitivum*, мельчайшие листочки которого начинают вибрировать при малейшем воз-

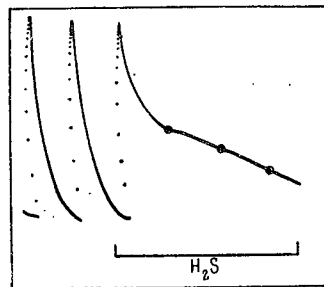


Рис. 17. Действие сероводорода

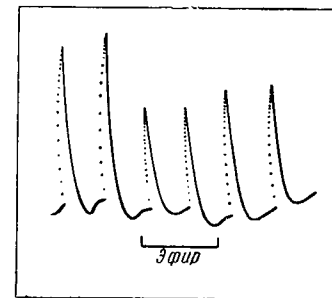


Рис. 18. Действие эфира

буждению, не могло жить в моей калькуттской лаборатории. Но я обнаружил, что оно может превосходно жить и проявлять высокую чувствительность за городом, в семи милях от него. Городской воздух содержит примеси различных газов, — таких, как сернистый газ и сероводород, высокотоксичных для растений.

На рис. 17 видно, как введение сероводорода полностью подавляет чувствительность; тремя жирными точками изображено действие сильного шока, выраженное в отсутствии ответа. Позднее растение погибает.

Эфир

От смертоносных ядов вернемся к наркотикам. Вначале испытаем действие эфира. Запись (рис. 18) показывает, что при введении эфира растение теряет свою возбудимость так же, как и человек теряет сознание под эфирным наркозом. Когда пары наркотика улетучиваются, к растению постепенно возвращается его обычная чувствительность.

Как следует из результатов других опытов, минимальная доза эфира увеличивает возбудимость. Здесь мы встречаемся с замечательным явлением зависимости действия ядов от величины применяемой дозы; вообще говоря, маленькая доза оказывает действие, диаметрально противоположное действию больших доз.

Хлороформ

Медицинской практикой установлено, что эфир — более безопасный наркотик, чем хлороформ, небольшой избыток которого может привести к смертельному исходу. На рис. 19 изображено действие больших доз хлороформа

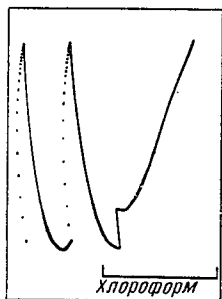


Рис. 19. Действие хлороформа

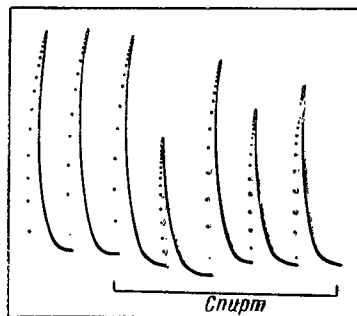


Рис. 20. Действие спирта

на растение. Он не только полностью угнетает возбудимость, но и вызывает внезапные судороги, изображенные на рисунке в виде кривой, идущей вверх. После этого, несмотря на удаление паров хлороформа, растение не оживает и обесцвечивается, что характерно для погибающего растения.

Алкоголь

Непосредственное действие разведенных паров спирта часто выражается во временном повышении возбудимости. Но при длительном действии наступает угнетение. При отравлении спиртом почерк растения становится неустойчивым, нелепым и, несомненно, может быть эффективно использован в лекции о трезвости! (рис. 20).

Глава V

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ОТВЕТ

О том, что живая ткань чувствительна, говорит ее способность отвечать на внешние раздражения. Пока ткань жива, она будет отвечать и возвращаться к исходному состоянию, чтобы вновь быть готовой к новому ответу. Небольшое нарушение жизненного равновесия, ликвидируемое самоуравновешиванием, совершенно непохоже на скатывание камня после потери равновесия. Камень не может вернуться сам в исходную позицию, а живая ткань быстро возвращает свое равновесие после прекращения раздражения.

Ответ растения на раздражение, как описано в предыдущих главах, выражает механическое движение, производимое двигательным органом. Как было установлено, интенсивность ответа зависит от наличия активного вещества в клетках органа. Однако вегетативные ткани физически не могут осуществлять такие ответные движения, которые принимаются нами за тест проявления чувствительности ткани. Возникает очень важный вопрос: что же ткани, не способные к движению, тем не менее чувствительны к раздражению? Раздражимы ли все растения и их различные органы: лист, стебель, корень, цветок и плод? Для того чтобы ответить на эти вопросы, необходимо найти метод обнаружения возбуждения живых органов даже при отсутствии движения.

Не только в движении проявляется возбуждение. Раздражение вызывает образование в раздражаемой ткани электрических колебаний. Если взять на поверхности участка живого стебля любые две точки *A* и *B* в спокойном состоянии, то окажется, что их электрическое состояние будет одинаковым. Это можно показать при помощи соответствующего присоединения этих двух точек к цепи с гальванометром. В покое две точки находятся в равном электрическом состоянии, поскольку гальванометр не отмечает возникновение тока. Если затем возбудить точку *B* сжатием или ударом, то электрическое состояние в точке *B* станет иным, чем в точке *A*, и ток, идущий от *A* и *B* через гальванометр, будет обнаружен по отклонению стрелки. Возбужденная точка *B* по отношению к точке *A* будет гальванометрически отрицательной. Раздражение точки *A* вызывает увеличение тока в обратном направлении (рис. 21). Ради удобства мы будем в дальнейшем описывать электриче-

ские колебания, возникающие при возбуждении ткани, как отрицательные. После возвращения ткани к спокойному состоянию электрические колебания, вызванные возбуждением, также исчезают.

Для записи возникающих электрических колебаний был предложен следующий метод. Отмечающий ответный электрический ток гальванометр представляет собой катушку проволоки с подвешенным небольшим магнитом в центре, расположенным параллельно длине катушки. Когда по катушке течет ток, магнит вращается в том или ином направлении в зависимости от направления тока. К подвешенному магниту прикреплено маленькое зеркало, отражающее зайчик света. Отраженный световой луч действует как длинная увеличительная невесомая указка. Для регистрации записей используются чувствительные пластинки, на которых фотографически фиксируются ответ и восстановление. Мы в дальнейшем убедимся, что электрический ответ является верным индикатором того, что ткань жива; когда ткань умирает, электрический ответ исчезает.

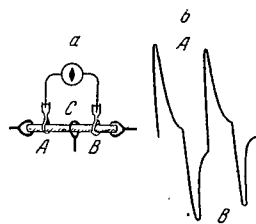


Рис. 21.

a — метод обнаружения электрической реакции; *b* — раздражение точки *A* вызывает ток ответа из *B* в *A* через гальванометр (кривая, идущая вверх); раздражение точки *B* сопровождается током ответа в обратном направлении (кривая, идущая вниз)

Прежде чем приступить к дальнейшему изложению, нужно составить ясное представление о различном проявлении возбуждения или торможения. В обычном состоянии ткань растения напряжена, наполнена соком и находится в состоянии тургора. После раздражения возникают различные симптомы, выражающие возбужденное состояние: 1) сокращение, 2) уменьшение тургора, 3) движение, например, опускание листьев у мимозы и 4) возникновение отрицательных электрических изменений. Противоположные процессы происходят при возвращении к исходному состоянию или даже к избыточному восстановлению. Эти процессы характеризуются: 1) расслаблением, 2) увеличением тургора, 3) выпрямляющим движением листьев, как у мимозы, и 4) положительными электрическими изменениями.

Раздражение ткани

Выяснив общие принципы, ознакомимся теперь с конкретной методикой определения электрического ответа. Наиболее трудная задача при раздражении растения заключается в поддержании постоянства раздражителей, а также в увеличении или уменьшении их величины градуированным способом. Наиболее удовлетворительный метод раздражения, электрический удар, в данном случае не может быть использован, поскольку движение волны электрического удара будет нарушать ответную электрическую волну. Поэтому был применен неэлектрический метод раздражения вибрационным скручиванием.

Если закрепленный палец медленно скручивать, то производимое этим раздражение будет незначительным, но если его скрутить мгновенно, раздражение будет весьма сильным и вызовет болезненное ощущение. Вообще эффективность раздражения, как обнаружено, зависит от внезапности его воздействия.

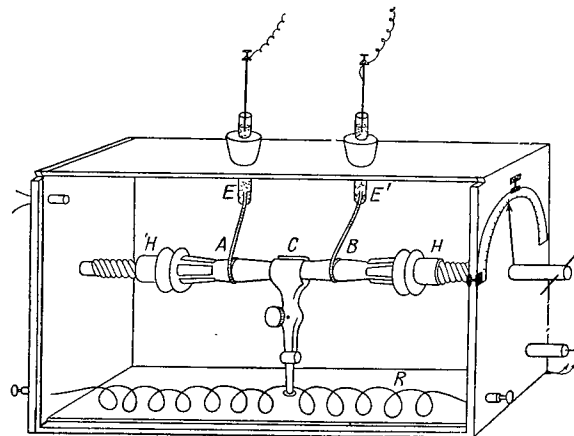


Рис. 22. Прибор для наблюдения изменений электрического ответа при меняющихся внешних условиях

При постановке опытов на растениях мы берем часть стебля *AB* и закрепляем ее в середине тисками *C*, которые действуют как блок, мешающий возбуждению переходить с одной половины стебля на другую. Один конец стебля, например *B*, закрепляется тремя лапками зажима *H*. Скручивающая вибрация осуществляется в этой части ручкой *K*. Угол скручивающей вибрации, от которого зависит сила раздражителя, измеряется по градуированной шкале и может быть точно установлен с помощью скользящего ползунка. Электрические контакты отведены с *A* и *B* и через *E*, *E'* присоединены к гальванометру. Растение помещается в стеклянную камеру с электрической спиралью *R*, при нагревании которой растение подвергается действию высокой температуры. В опытах с анестезирующими веществами пары могут пропускаться через боковые трубки (рис. 22).

Однородные ответы

Я приведу теперь записи электрического ответа растения и изменений ответа под влиянием различных внешних условий. Что касается чувствительности обычных растений, то трудно себе представить более вялый объект, чем

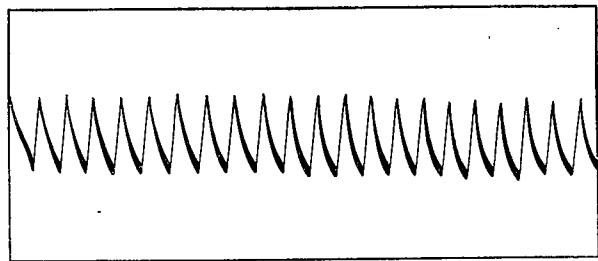


Рис. 23. Однородные электрические ответы при раздражении кручением (морковь)

морковь. Было откровением найти, что она так возбудима и так сильны и однородны ее последовательные ответы даже после длительного отрезка времени (рис. 23).

Утомление

Как было видно, морковь дает длинную серию однородных ответов. С другой стороны, некоторые растения, например сельдерей, легко подвержен утомлению. Но все растения утомляются при уменьшении периода отдыха (рис. 24). Подобный эффект был обнаружен при механическом ответе мимозы (см. рис. 10).

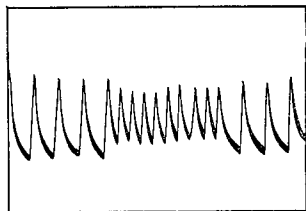


Рис. 24. Утомление электрического ответа при укороченном периоде покоя

Действие температуры

При минимальной температуре тропические растения погибают быстрее. Так, южный эухарис лилейный полностью терял способность электрического ответа, находясь в течение 15 мин. при температуре заморозания, хотя северные растения, — такие, как остролист или

плющ, при той же низкой температуре продолжают проявлять электрический ответ.

Действие яда

Я брал 20 листовых черешков конского каштана и делил их на две партии по 10 черешков в каждой. Одну партию помещал в воду как контроль, а вторую — срезанным концом в раствор сулемы, хорошо известного яда. На конском каштане живет огромное количество растительной тли. После 24-часового стояния в воде средний электрический ответ листового черешка

равнялся двадцати трем делениям шкалы гальванометра, и тли оставались на листьях живыми. В то же время черешки, стоявшие в растворе сулемы, не отвечали на раздражение. Очевидно, растения были убиты ядом.

Смерть от хлороформа

В описанном выше случае виден лишь последний этап смертельного исхода. Важно, однако, проследить и постепенное действие применяемых

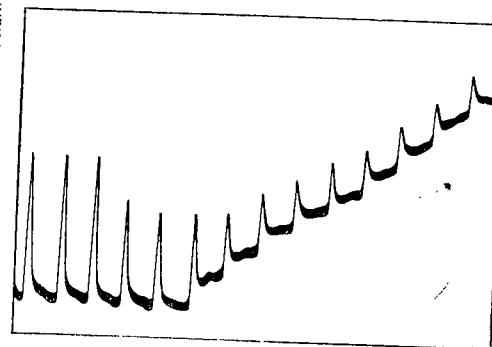


Рис. 25. Постепенное подавление ответа хлороформом

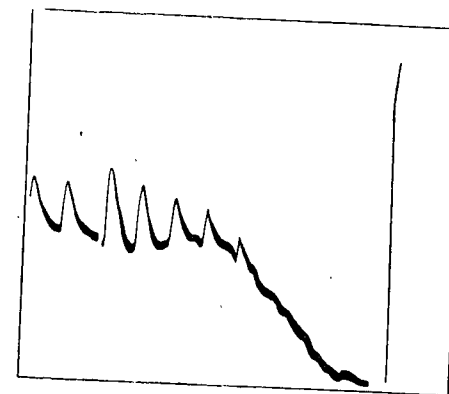


Рис. 26. Утрата ответа при действии пара. Первые два ответа (слева) получены при температуре 17° С. Затем вводился пар. Через 5 мин. растение (морковь) погибло, и ответы исчезли. Вертикальная линия (справа) отмечает уровень в 0,1 e

ядов, приводящее к смерти. В принятом методе сначала отмечались серии нормальных ответов на однородное раздражение; затем, не прекращая раздражения, через камеру с растением пропускали отравляющее вещество в виде паров хлороформа. На рис. 25 видно, как анестезия постепенно приводила к исчезновению возбудимости, что следует из увеличения угнетения ответа. Длительное воздействие наркотика непреодолимо приводило к смерти и полной потере электрического ответа.

Смерть растения при действии паром

Приведенные факты прямо говорят, что изменение жизнедеятельности можно точно измерить электрическим ответом, угнетение которого наблюдается при утрате жизнеспособности. Это отлично демонстрируется записью в опыте, где растение постепенным введением пара в камеру ошпаривалось до смертельного исхода. Первые две записи получены при комнатной температуре 20° С. Затем постепенно стал вводиться пар; сначала он вызвал

временное возбуждение, после чего произошло быстрое снижение, и способность отвечать полностью исчезла после наступления смерти (рис. 26).

Электроподвижность, или, иначе говоря, сила проявления изменяющихся электрических колебаний при раздражении, — тест для определения жизненного состояния ткани. Такие реакции давно известны для тканей животных, и сейчас мы видим, что тем же путем отвечают и растения. С помощью этого теста мы можем доказать, что каждое растение и все его органы чувствительны: они отвечают на раздражение определенной электрической реакцией. Показано, что изменение электрической реакции под действием утомления, высокой или низкой температуры, наркотиков и ядов происходит совершенно аналогично подобным ответам животной ткани.

В этой и предыдущих главах излагались ответы растений при раздражении. Следует вывод, что все растения отвечают изменением электроотрицательности, а некоторые, обладающие специальным двигательным механизмом, дают также и механический ответ движением; две формы ответа полностью конкурентны во всех отношениях.

Глава VI

СОН РАСТЕНИЙ

Листья многих растений чувствительны к свету; они полностью закрываются при наступлении темноты и вновь открываются на рассвете. Ошибочное представление о том, что смыкание листьев означает сон у растения, основано на аналогии с нашими закрытыми при сне глазами. Сходство весьма несущественное, поскольку подобное закрывание часто происходит и днем под влиянием сильного света.

Большинство произвольных функций живого организма осуществляется без перерыва — и днем и ночью; у животных продолжает пульсировать сердце, без остановки продолжается процесс переваривания и построения тканей. У растений также непрерывно продолжается циркуляция питательных веществ, накопленных днем для обеспечения потребностей отдельных органов, и аккумуляция материалов для завтрашних нужд; продолжается рост, увеличивается масса организма, и заживают раны и ушибы. Жизнь — это бессонная деятельность.

Все же, когда все внутренние события протекают бессознательно, мы периодически выключаемся, выполняя ежедневный цикл, известный нам как засыпание и пробуждение. Вопрос о том, спит растение или нет, может быть решен в таком плане: одинаково ли растение осознает внутренние события днем и ночью? Если нет, то существует ли период, когда чувствительность теряется? И вместе с тем, есть ли период, когда пробужденное растение находится в состоянии наивысшей бдительности?

Как обнаружить, действительно ли спит растение или нет? Если мы хотим узнать, заснул ли наш товарищ, мы тормошим его и спрашиваем: «Ты не спишь?». Если он не спит, то отвечает: «Нет, не сплю». Если почти заснул, отвечает каким-то невнятным бормотанием. Но если он крепко уснул, то от него вообще никакого ответа не будет. И только когда сон пройдет, он снова будет отвечать нормально и энергично.

Отчасти такой же прием может быть применен для растений. Мы спрашиваем ежедневно: «Ты спишь? Ты спишь? Ты спишь?» и по изменению энергичности ответа растения в различное время судим о том, когда и как оно заснуло или пробудилось.

Трудность задачи заключается в обеспечении вопрошающего воздействия ежечасно днем и ночью и в регистрации ответа растения. Эта задача была решена с помощью специального регистратора сна, сконструированного для этой цели и изображенного схематически на рис. 27.

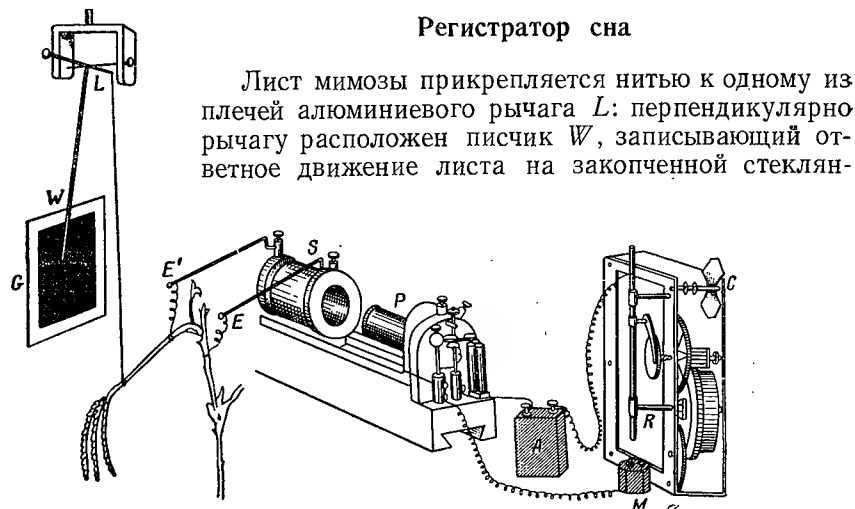


Рис. 27. Схематическое изображение всей аппаратуры для определения суточных изменений возбудимости.

Черешок мимозы прикреплен нитью к одному плечу рычага L, писчик W отмечает на закопченной стеклянной пластинке ответное опускание и поднятие листа; P — первичная, S — вторичная индукционные катушки. Возбуждающий удар производится при помощи электродов E и E'; C — часовой механизм для регулирования продолжительности удара. Первичная электрическая цепь замыкается подвешенным стержнем R, погружающимся в чашку со ртутью M.

ной пластинке, которая движется с определенной скоростью. При определенном воздействии лист опускается, возбудимость растения в данный момент измеряется по амплитуде ответа. Повторное раздражение посылается через определенный интервал, скажем, через час, и соответствующий ответ показывает: возбудимость или невосприимчивость остается постоянной или как-нибудь меняется.

Эффективная интенсивность вопрошающего электрического удара должна поддерживаться на абсолютно одинаковом уровне. Вторичная катушка помещается на соответствующем расстоянии от первичной, и постоянно продолжительности электрического раздражения достигается замыканием первичной электрической цепи на определенный отрезок времени. Замыкание первичной цепи осуществляется навесным стержнем R, который по-

гружается в чашку с ртутью только на 0,2 сек. Запись ответа производится на закопченной пластинке, раскачиваемой вперед и назад часовым механизмом.

Ниже будет показано, что у растения есть ежедневный цикл, состоящий из периодов чувствительности и нечувствительности, которые, вероятно,

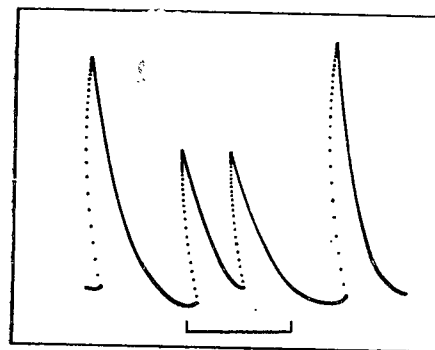


Рис. 28. Действие умеренного охлаждения в течение периода, отмеченного горизонтальной линией внизу.

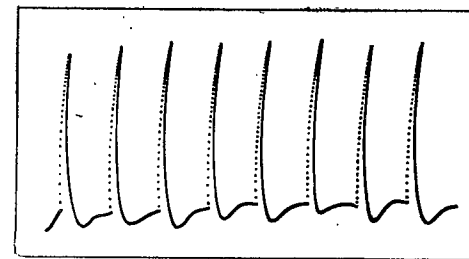


Рис. 29. Дневная запись от полудня до 3 час., показывающая одинаковую максимальную возбудимость.

могут быть названы пробуждением и засыпанием. Причины этих явлений достаточно полно проанализированы в ином месте¹. Я могу коротко перечислить некоторые факторы, вызывающие сон или невосприимчивость у растений. Растение становится невосприимчивым при продолжительном затемнении; понижение температуры приводит к еще более резко выраженному подавлению возбудимости (рис. 28). Напомним, что растение в течение целого дня подвергается соответствующим изменениям температуры: минимальной рано утром и максимальной в полдень.

Ответ в середине дня

«Бодрствование» у растения достигает максимума в середине дня. Это видно из воспроизводимой записи энергичных и однородных ответов (рис. 29). Полдень можно назвать «служебным часом» растения.

Это бодрствование претерпевает поразительные изменения утром и вечером.

¹ B o s e. The Diurnal Variation of Moto—Excitability in Mimosa.— Annals of Botany, Oct., 1913.

Пробуждение утром

Мимоза поднимается поздно; это можно видеть более ясно на полной суточной записи. Я привожу запись ответов через каждые полчаса, пока-

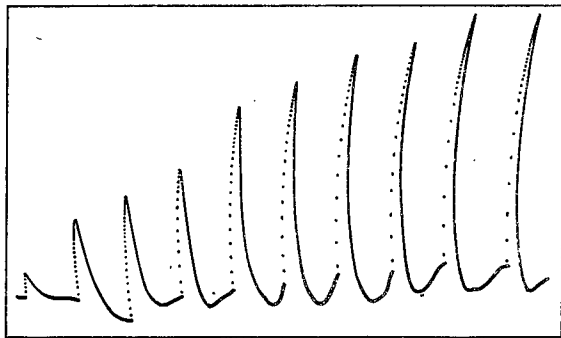


Рис. 30. Постепенное пробуждение растения с 8 до 12 час. утра

зывающую процесс медленного пробуждения где-то около 9 часов утра (рис. 30). Характерная манера человека — нежелание пробуждаться сразу.

Запись днем и ночью

Эта запись была начата в 17 часов и велась днем и ночью целые сутки с часовыми интервалами. Растение бодрствует первые два часа. Оно становится полусонным между 21 часом и двумя часами ночи; все еще не спит

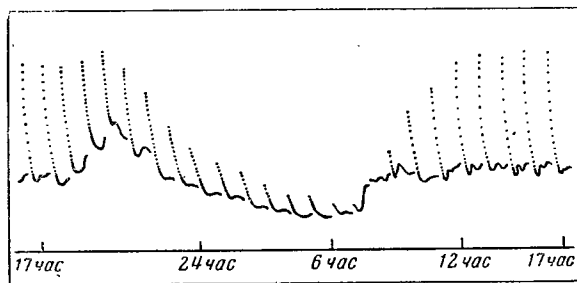


Рис. 31. Суточная запись, показывающая изменения чувствительности мимозы с 17 час. до 17 час. следующего дня

в 6 часов утра, но после этого погружается в крепкий сон и спит вплоть до 8 часов утра (рис. 31).

Руссо говорил нам, что современная жизнь ведет к упадку, и единственная надежда на спасение — это возврат к примитивной жизни. Конечно, мы не можем оглянуться назад на что-то еще более примитивное и неприятное, чем безыскусная жизнь растений. И все же, что говорят факты? Мимоза явно превосходит расточительную жизнь современных Вавилонов — лондонских, парижских и нью-йоркских, будучи бодрой всю ночь и ложась в постель только после подъема солнца?

Глава VII

БОГОМОЛЬНАЯ ПАЛЬМА ИЗ ФАРИДПУРА

Как бы протестуя против обвинений в легкомысленном поведении, некоторые растения ведут прямо-таки святой образ жизни. По крайней мере такое впечатление производила на доверчивых людей своим примечательным поведением богомольная пальма. Это дерево в благоговении склоняло свою вершину, когда в храме звонили колокола, призывая верующих к вечерней молитве. Утром дерево выпрямлялось — и так повторялось ежедневно. Необыкновенное явление казалось сверхъестественным и привлекало множество паломников. Говорили, что дерево обладает чудодейственными свойствами. Нет необходимости обсуждать это утверждение хотя бы потому, что эта панацея действовала, вероятно, так же, как и другие религиозные исцелительные средства, известные сейчас на Западе.

Эта особенная финиковая пальма (*Phoenix silvestris*) — взрослое твердое дерево, с толщиной ствола примерно в 10 дюймов. По-видимому, дерево пострадало от урагана, наклонившего его ствол приблизительно на 60° к вертикали. Ствол дерева совершал ежедневный цикл движений, поднимаясь по утрам и опускаясь во второй половине дня так, что его вершина преодолевалась вверх и вниз расстояние почти в 3 фута. «Шея» дерева, или верхний конец ствола, покрытая листьями, утром глядела в небо, а после полудня обращалась к земле. Огромные длинные листья, нацеленные утром высоко вверх, после полудня опускались приблизительно на 15 футов.

По общему представлению, дерево казалось живым великаном, поднимающим утром голову на высоту в два человеческих роста, опускающим ее после полудня, склоняющим «шею» и расстилающим на земле листья в позе молитвы.

Я сделал две фотографии дерева: одну утром, а другую после полудня (рис. 32). Я был совершенно озадачен странным поведением дерева, подобного которому до сих пор не встречал. Естествознание не верит в необъяснимые тайны, поскольку ничего сверхъестественного нет, а есть лишь загадочные явления, причины которых до сих пор не раскрыты.

В чем была скрытая причина или причины этой загадки? Явление повторялось изо дня в день, и единственными меняющимися факторами были

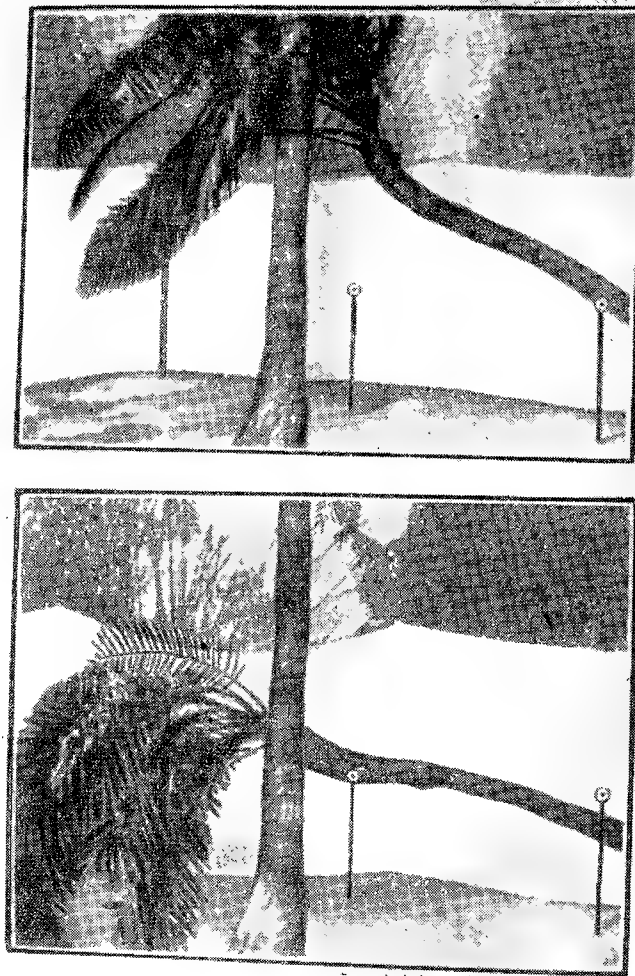


Рис. 32. Богомольная пальма.

На верхней фотографии запечатлено положение дерева утром,
на нижней — после полудня

свет и температура. Мог ли быть причиной свет? Едва ли, так как для этого свет должен был бы действовать прямо на живые ткани. Но отмершие основания листьев полностью закрывали от света глубоко лежащие живые ткани. Изменение температуры — единственный фактор, влияющий на

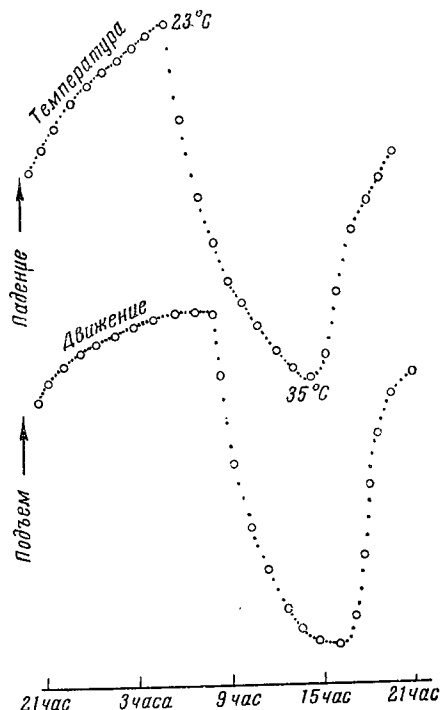


Рис. 33. Запись суточных движений богомольной пальмы (*Phoenix silvestris*)

Верхняя запись — термографическая кривая за сутки, начинающаяся с 21 часа; падение температуры выражается кривой, идущей вверх. Соответствующая суточная запись движений дерева приведена ниже. Точки отмечают интервалы по 15 мин., кружочки — часовые интервалы

рост и обуславливающий движение; это будет показано на примере водяной лилии в одной из последующих глав. Но эта пальма была старой и уже перестала активно расти.

Единственным способом разрешения проблемы было создание специального прибора, который позволил записать движение дерева непрерывно в течение всего дня и ночи: восходящей линией — движение вверх и нисходящей — движение вниз. Изменение температуры записывалось на той же ленте при помощи металлического термометра, отмечающего подъем температуры падением кривой и *vice versa*.

Принцип действия регистрирующего аппарата можно понять из приводимой иллюстрации (см. рис. 34).

Сначала возникли трудности с разрешением владельца дерева присоединить аппарат к дереву. Он опасался, что чудодейственная сила дерева исчезнет при богохульном прикосновении иностранных инструментов. Эти опасения пришлось рассеять заверениями, что прибор сделан в моей лаборатории в Индии и что он будет прикреплен к дереву моим ассистентом, сыном священника.

Полученные результаты оказались удивительнейшими. Случайные наблюдения вселили в людей уверенность, будто дерево поднимается с восходом солнца и падает ниц на закате, но полученная непрерывная запись показала, что растение никогда не отдыхает, а все время движется, претерпевая периодические превращения (рис. 33). Это движение не пассивно и совершается активной силой, способной поднять с земли даже человека.

Дерево полностью выпрямлялось в 7 часов утра, после чего начинало быстро сгибаться. Движение вниз заканчивалось в 15 часов 15 ми-

нут, и после этого дерево начинало подниматься сначала очень медленно, затем быстрее и достигало максимальной высоты в 7 часов следующего утра.

Тщательная запись, сделанная самим растением, показала, что момент наибольшего опускания дерева не совпадал точно со временем молитвы; но люди, которые верят в чудеса, не были смущены таким небольшим несоответствием.

Обнаружение причины движения

Ежедневные движения могут быть объяснены некоторыми периодически меняющимися условиями: свет или температура. Как мы говорили, свет не может быть истинной причиной. Более внимательное изучение графика дневного движения также говорит об этом. Если бы движение вызывалось светом, кульминационный момент должен был наступать в полдень, а противоположное положение дерева — в полночь. Но вместо этого мы видим, что высшая точка достигается не в полдень, а в 7 часов утра. Наоборот, нижняя точка — не в полночь, а в полдень.

Обратив внимание на изменения температуры, мы были поражены тем фактом, что кривая движения дерева оказалась практически точной копией графика изменений температуры. Подъем дерева соответствовал падению температуры и наоборот. Движение дерева слегка запаздывало за изменением температуры, и эта задержка являлась следствием двух причин: требовалось некоторое время для того, чтобы дерево приняло температуру окружающей среды; плюс к этому в силу физиологической инерции запаздывал ответ.

Физическое или физиологическое?

Доказав, что движение обусловлено изменениями температуры, осталось рассмотреть, вследствие чего оно происходило: из-за простого ли физического растяжения или сокращения или же в результате какой-то специфической реакции жизни. В случае смерти дерева физическое движение продолжалось бы, хотя физиологические акты прекратились. Но, разумеется, для решения этого вопроса нельзя было избрать подобный тест, потому что невозможно было так легко обращаться с жизнью единственного в своем роде растения.

Год спустя, председательствуя на моей лекции на эту тему, губернатор Бенгалии лорд Роналдшей сообщил, что он только что получил телеграмму от своего офицера из Фаридпура, в которой говорилось: «Пальма погибла, и ее движения прекратились». Глубоко оплакиваемая кончина дерева, таким образом, сама разрешила вопрос. Досадно только, что растению пришлось умереть, чтобы доказать, что его движения осуществлялись благодаря активной жизнедеятельности.

Суеверные люди поспешили связать смерть дерева с моей работой по записи его движения. Ни к чему говорить о том, что оба факта не имели никакой причинной связи; дерево было старым и погибло естественной смертью более чем через год после моих опытов. Тем не менее я чувствовал себя неловко и хотел, чтобы это событие было предано забвению. Однако это случилось не скоро, так как пресса отметила событие и прокомментировала его: «*Трагедия возвышенной жизни!* Богомольная пальма из Фаридпура, как уже сообщалось, внезапно скончалась в тот самый вечер, когда доктор Бос читал лекцию. Вы, наверное, слышали, что известный ученый чуть было не допустил ошибку. Нам говорилось, что благочестивая поза дерева была обусловлена исключительно стремлением сохранить себе тепло! Тем не менее мы не можем удержаться от мысли, что поведение дерева могло быть признаком его болезни, так как отчего же другие пальмы никогда не «молятся?»».

На этот раз всезнающая пресса промахнулась, так как не только священное дерево из Фаридпура, но и некоторые другие пальмы, а также обыкновенные деревья имеют привычку «молиться». Я получил сообщение о другой пальме, растущей на краю заводи и склонившейся над ней. Ее поднятые листья после полудня опускаются до воды.

Явления, описанные выше, это не чудеса таинственного Востока; подобный случай наблюдался в прозаических окрестностях Ливерпуля. Мой английский друг прислал мне вырезку из газеты «Ливерпульский вестник», датированной 13 декабря 1811 года:

«*Замечательное явление.* В настоящее время на ферме Табсилл почтенного мистера Возней, близ Шиптона, на берегу ручья, растет довольно высокое ивовое дерево, которое действительно напоминает *живое существо*; временами оно укладывается во всю свою длину на земле, а затем вновь принимает вертикальное положение. Непостижимо, как это может происходить, но факт остается фактом, поражающим сотни очевидцев, видевших его!».

О другом случае недавно рассказал мне владелец плантации кокосовых пальм в Южной Африке. Из-за сильного ветра с моря пальмы на его плантации растут косо. И его постоянно удивляло, что в то время как утром все пальмы полностью выпрямлены, и кокосовые орехи недосыгаемы, в полдень пальмы наклоняются и облегчают сбор плодов!

Деревья, растущие под небольшим наклоном, обладают характерными движениями вверх и вниз, но они так медленны, что случайный наблюдатель не в состоянии заметить их. Однако движение определенно есть, и оно точно записывается автоматическим регистратором.

Движения деревьев, подобных фаридпурской пальме, становятся заметными по двум причинам. Во-первых, геотропическое действие, от изменения которого зависит движение, проявляется особенно сильно тогда, когда дерево находится почти в горизонтальном положении, и выражается слабее при выпрямленном состоянии.

Кроме того, движения наклоненных деревьев легче заметить, так как они являются фиксированными объектами для сравнений. У прямого дерева движение заметить трудно, потому что нет соответствующего фона^[8].

Объяснение явления

Движение цветочных лепестков водяной лилии, как будет показано в соответствующей главе, обусловлено изменениями роста, вызванными изменениями температуры. Для взрослых деревьев надо искать другое объяснение. Я не имею возможности привести здесь все обилие опытов, позволивших открыть группу явлений, о которых не подозревали до сих пор, а именно — влияние температуры на геотропическую реакцию. Когда растительный орган — стебель, ветка или лист — растет косо, стимул силы

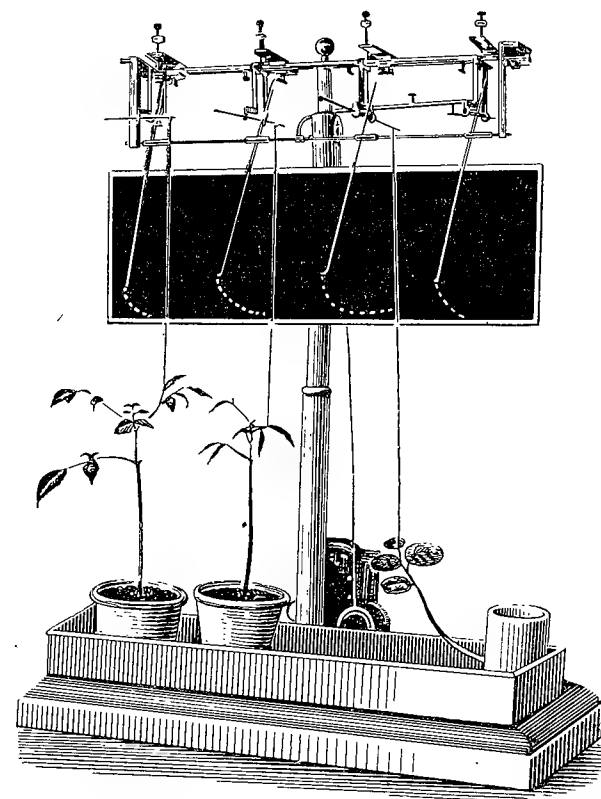


Рис. 34. Регистратор движения листьев

тяжести побуждает его подняться вверх. Если посаженное в горшке растение положить горизонтально, то скоро можно заметить, что стебель и листья поднимаются вертикально к земле против силы притяжения. Таким образом, геотропическая реакция должна преодолеть натяжение растительных тканей. Равновесие достигается, когда эти противодействующие силы уравниваются. Приводимые опыты показывают, что геотропизм изменяется при изменении температуры: увеличение температуры уменьшает, а падение усиливает геотропическое противодействие. Следовательно, «динамическое равновесие» устанавливается в том или другом положении в зависимости от увеличения или снижения температуры, что и вызывает ежедневные движения вверх и вниз.

Теоретически все наклоненные органы, чувствительные к стимулу силы тяжести, должны проявлять характерные движения при изменении температуры. Горизонтально расположенные листья растений тоже ведь находятся под действием силы тяжести. Осуществляют ли они ежедневные движения, подобные движениям богомольной пальмы?

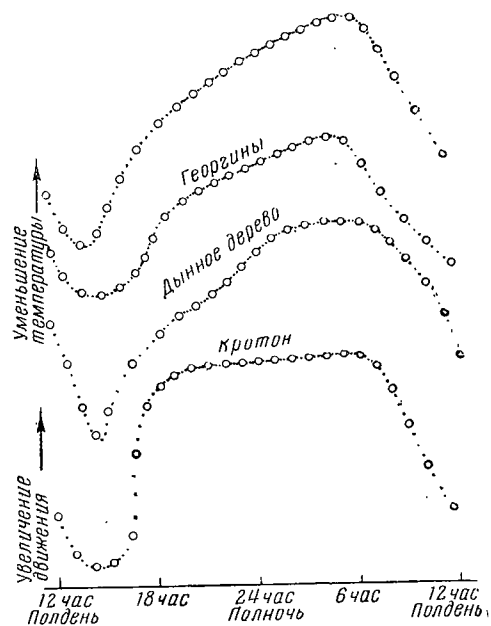


Рис. 35. Автографы георгина, дынного дерева и кротона (сверху вниз)

Записи показывают, что листья непрерывно движутся: поднимаются при падении температуры и *vice versa*. Однако у каждого вида растений имеются индивидуальные различия, отражаемые в его автографе (рис. 35).

Посмотрим на дрожащую запись дынного дерева; в отличие от нее в автографе кротона больше характера, запись отличается большой решительностью. Итак, растения можно отличать по их своеобразному почерку!

В целом растительный мир не пассивен и чрезвычайно чувствителен. Взрослое негибкое дерево чувствительно к малейшему внешнему изменению, даже к легкому облачку в небе, и сигнализирует о своем ощущении определенным движением. Произвольное различие между обычными и чувствительными растениями, таким образом, полностью исчезает: речь идет только о степени чувствительности. Факты говорят, что не только богомольная пальма, но каждое дерево и его различные органы воспринимают изменения окружающей среды и выполняют ответные движения. Возбудимы не только листовые подушечки, чувствительно все растение в целом. Кажущийся жестким ствол является, в действительности, гигантским подобием листовой подушечки и воспринимает и отвечает на многочисленные раздражители внешнего мира.

Автоматический регистратор

Это исследование было проделано при помощи специально сделанного автоматического регистратора. Аппарат имел четыре писчика: первые три записывали движения листьев (или горизонтально вытянутых ветвей) различных растений, четвертый писчик отмечал изменения температуры на термометре (рис. 34). Закопченная стеклянная пластинка раскачивалась часовым механизмом, например, с интервалом в 15 мин. Четыре писчика работали одновременно: первый писал термограмму, а три других — фи-тограмму различных листьев.

Автографы листьев

Глава VIII

ОТВЕТЫ НЕОРГАНИЧЕСКОЙ МАТЕРИИ

Результаты, приведенные в предыдущих главах, показывают, что между ответами животных и растительных организмов существует неразрывная связь, доказывающая общность законов жизни. При изучении непрерывности ответов некоторые исследователи впадают в ошибку, сравнивая человека с амебой и удивляясь, что сложные органы высшего организма нельзя обнаружить у низшего. Непрерывная эволюция от низшего к высшему сопровождается усложнением организации.

Простой механизм трудно вывести из строя, а в живой машине мы находим устойчивые простейшие механизмы. Одноклеточные организмы практически бессмертны. Многие инфузории, высушенные и как будто безжизненные, при добавлении капли воды оживают и начинают энергично двигаться. В очень сложном организме высшего животного любое локальное нарушение может вывести из строя весь механизм; такая смерть — наказание за высшую ступень эволюции.

Можем ли мы, опустившись ниже лестницы жизни и достигнув неорганической материи, найти в ней какие-либо признаки раздражимости, которая рассматривалась до сих пор как специфическая характеристика живых существ? Обладает ли материя возможностью потенциальной жизни? Иначе как вообще впервые появилась жизнь на земле? Нам ясно, что когда земля представляла собой расплавленную массу, на ней не могло быть никакой жизни^[9]. Существует предположение, что жизнь была занесена на нашу планету из других миров космическими телами, но это лишь отодвигает дальше решение трудной проблемы. По-видимому, в определенный критический период истории нашей планеты в окружающей среде могли появиться благоприятные условия для возникновения жизни из неживой природы.

Более 30 лет тому назад я был поражен совершенно неожиданными свойствами моего детекторного приемника. Например, я нашел, что продолжительное раздражение близкими сигналами вызывает потерю чувствительности металлического детектора. Но он снова становится чувствительным после некоторого периода отдыха. Регистрируя последовательные ответы,

я с удивлением заметил, что они чрезвычайно похожи на ответы мышцы животного, свидетельствующие об усталости. И так же как мышца животного после определенного отдыха вновь становится активной, неживой приемник начинает действовать после отдыха.

Полагая, что более длительный отдых сделает мой приемник более чувствительным, я отложил его на несколько дней и был весьма удивлен, найдя его инертным. Фактически он стал бездействовать из-за отсутствия раздражений. Сильное воздействие снова вернуло ему способность работать. Таким образом, два противоположных способа обращения привели к утомлению от перегрузки и к инертности из-за длительной пассивности!

Кроме того, в дальнейшем я установил, что применение некоторых активных раздражающих веществ делает мой приемник исключительно чувствительным и позволяет ему записывать очень слабые сигналы, которые раньше не воспринимались. Другие активные вещества понижали чувствительность или уничтожали ее совсем.

Обнаружив некоторые признаки реакций, напоминающие свойства живой ткани, я приступил к экспериментированию на металлической проволоке, используя метод записи электрического ответа, применяемый при изучении животных тканей.

Теперь я опишу некоторые наиболее важные результаты, полученные в опытах с неорганическим объектом, в частности с металлом. По принципу наилучшей электропроводности были отобраны такие металлы, как олово, медь и химически чистая платина, поскольку они обеспечивают получение хорошего электрического ответа. Пока кусочек металла находился в спокойном состоянии, никаких признаков возбуждения не обнаруживалось. Но любое возбуждение приводило к определенному ответу. Слабое раздражение вызывало слабый ответ, и возбуждение быстро угасало. Сильное раздражение вызывало сильный ответ, и период восстановления соответственно удлинялся. Слабое раздражение, будучи одиночным, неэффективно и становится действенным при многократном повторении. Все эти результаты строго параллельны характерным ответам нерва или мышцы.

Одинаковые ответы возникали при одинаковом раздражении с соответственными периодами для полного восстановления. Но если металл подвергался длительному раздражению, наблюдалось его утомление (рис. 36).

Теперь рассмотрим действие раздражителей на ответы. После получения нормального ответа на однородное периодическое раздражение металл помещали в раствор раздражающего реагента — углекислого натрия — и наблюдали усиление ответа (рис. 37). Существуют другие стимуляторы, вызывающие еще более изумительное повышение раздражимости.

Итак, как указано в этой и предыдущих главах, животные, растения и металлы, подвергнутые одному и тому же вопрошающему воздействию, во всех случаях реагируют одинаково. Они одинаково утомляются и одинаково отвечают усилением реакции на применение раздражителей. Если необходимо дальнейшее подтверждение единства ответов, то остается ко-

нечный тест, которым физиологи пользуются для определения характерного проявления жизни. Все живое умирает, и смерть может быть ускорена ядами. Импульсы ответов угасают, пока совсем не исчезнут. Можно ли ядом «убить» металлы?

Как это ни покажется странным, электрический ответ после применения яда исчезает. Остается очень любопытное явление, известное не только для физиологических реакций, но и в медицинской практике и заключающееся в том, что действие больших и малых доз одного и того же яда оказывается противоположным. В данном случае мы видим, как

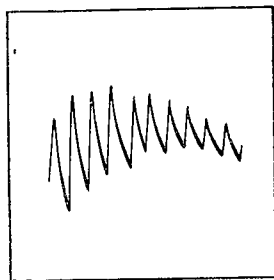


Рис. 36. Утомление металлов

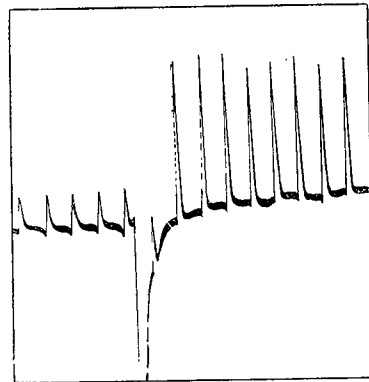


Рис. 37. Действие стимулятора, усиливающего электрический ответ металла

это явление удивительным образом воспроизводится даже при неорганической реакции. Маленькие дозы яда усиливают реакцию, большие дозы нарушают ее (рис. 38).

Мы сравнили автографы живого и неживого. Как похожи эти записи! В самом деле, настолько похожи, что мы не можем отличить один от другого. Мы наблюдаем одинаковое уменьшение и увеличение ответных импульсов. Мы видим, как реакция угасает при утомлении, усиливается раздражителями и исчезает от ядов у неживого так же, как у живого.

Где среди этих явлений можно провести границу и сказать: «Здесь кончается физический процесс, а здесь начинается физиологический?» Вряд ли такая линия может быть проведена [10].

Не говорят ли нам две записи живого и неживого о каком-то общем и неизменном свойстве материи? Не означает ли это, что любая молекулярная перестройка в живом и неживом происходит под действием определенного раздражения, что физиологическое тесно связано с физическим, что нет внезапных различий в едином проявлении общего закона?

Мельчайшая пылинка и земля, растение и животное — всё обладает чувствительностью. Поэтому в масштабе вселенной мы можем рассматривать миллионы космических тел, которые летят своей дорогой в пространстве, как нечто родственное организмам, имеющим определенное историческое прошлое и прогрессивную эволюцию в будущем. Тогда мы придём к пониманию того, что космические тела не бесчувственные глыбы, несущие смерть, а активные организмы, «чье дыхание, может быть, это раскаленные пары железа, чья кровь — расплавленный металл и чья пища — поток метеоритов».

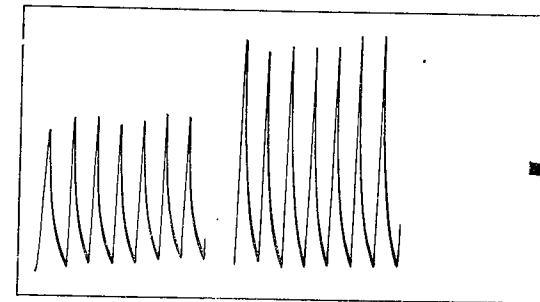


Рис. 38. Действие яда на ответ металла
Минимальная доза увеличивает, большая доза уничтожает ответы

Тогда с новым вдохновением мы вернемся к исследованию загадок, так долго преследующих нас. Каждый шаг науки осуществляется включением того, что казалось противоречивым и непонятным, в новое и гармонически простое. Передовая наука всегда движется к ясному пониманию всеобщего единства видимых противоречий.

Когда передо мной предстали молчаливые свидетельства собственноручных записей и я увидел в них доказательства всеподавляющего единства, присущего всему — пылинке, сверкающей в лучах света, многообразной жизни на нашей планете и сияющему солнцу над нами, — именно тогда я впервые кое-что понял в изречении, начертанном моими предками на берегах Ганга тридцать веков тому назад:

«Только тем, кто видит во всем меняющемся разнообразии единство, доступна вечная Истина, — только им и больше никому, больше никому».

Глава IX

КРИВАЯ ЖИЗНИ И СМЕРТИ

В чем разница между жизнью и смертью? Мы говорим: «Трепетный как жизнь». Что мы хотим этим сказать? В противоположность возникает фраза: «Неподвижен как смерть».

Жизнь трепетна, потому что живая материя непрерывно бьется под действием импульсов изнутри, которые неопределенно именуются «внутренними стимулами», и воздействием извне «внешних стимулов». Но внутренние и внешние стимулы фактически рассматриваются при этом как бы с разных точек зрения. Все, что находится в самом живом организме, накоплено им из окружающей среды. Энергия вливается в зародыш жизни из внешнего мира. Имея капиталом одну единственную клетку, жизнь открывает свой счет в банке, и ее рост и развитие увеличиваются накоплением веществ и энергии.

Увеличение и умножение — наглядные признаки накопления богатства. При полном развитии приход и расход находятся в равновесии. Затем расход начинает преобладать над восстановлением и в конце концов наступает банкротство и смерть.

Пока организм живой, он отвечает на воздействие окружающей среды. На удар он отвечает порывистым движением, но не обязательно отдает при этом всю энергию, какую получает, а может удерживать часть энергии раздражителя. И когда организм, собирая энергию частичками, накопит ее в избытке, она перельется и закипит в самопроизвольных движениях. Этот процесс будет подробно разбираться в следующей главе.

Растение как машина

С физической точки зрения животный или растительный организм может рассматриваться как тепловая машина, снабжаемая топливом. Чтобы установить, насколько эффективно действует такая машина, мы можем соединить ее с устройством типа пишущего рычага, которое будет графически записывать деятельность машины. Если поступает мало топлива, движения поршня и запись останавливаются. Остановка из-за недостатка го-

рючего временная, так как при поступлении свежей порции топлива движение возобновляется. Но работа может остановиться надолго или навсегда из-за поломки механизма и блокирования зубчатых колес. В машине живого организма тоже может произойти временная задержка жизнедеятельности при истощении накопленных запасов энергии. Жизнедеятельность полностью прекращается при определенном внутреннем нарушении или засорении живой машины.

Под действием различных ядов биение пульса постепенно замирает. Можно расценивать каждый участок живого вещества как агрегат молекулярной машины. Превращение живого в мертвое есть трансформация из состояния молекулярной подвижности к состоянию застывшей неподвижности.

Мы видим, что рефлексы человека под влиянием наркотиков внезапно впадают в оцепенение, свойственное состоянию смерти. При кратковременном действии наркотиков можно избавиться от летаргии и вернуться к жизни. Но достаточно малейшего промедления, чтобы жизнь перестала быть жизнью. Тончайшей линией проходит граница между жизнью и смертью. Критический момент наступает тогда, когда живые частицы находятся в нестабильном состоянии; небольшое отклонение от него — и живой механизм попадает в объятия смерти! В этой решающей точке разыгрывается драма жизни и ее конец. Если мы могли бы во время кризиса проследить историю молекулярного конфликта, тогда и только тогда нам удалось бы открыть секрет смерти. То, что происходит невидимое внутреннее столкновение, борьба между силами жизни и смерти, мы иногда отчетливо видим на автоматической записи ответов умирающего организма.

Видимое проявление смерти

Обесцвечивание — один из признаков смерти растения. Очень просто умертвить растение, поместив его в ванну и постепенно повышая температуру до тех пор, пока оно не получит смертельный ожог. Если взять часть цветка, к примеру пестик *Datura alba* молочно-белого цвета, то его окраска после смерти превратится из белой в коричневую. Еще более поразителен внезапный переход окраски цветов бриллиантового дерева. Яркие розовато-лиловые лепестки цветков страстоцвета быстро, будто по волшебству, превращаются в бледно-белые. Поэтому опущенная в термическую баню одна половина цветка станет смертельно бледной, тогда как другая половина, вне бани, останется пурпурной. Ярко-красный индийский цветок *Sesbania* после смерти приобретает бледно-голубой оттенок. Смертельная температура для нормального растения колеблется около 60° С. Если растение утомлено от перевозбуждения, точка наступления смерти ниже, степень увядания зависит от степени утомления. Само собой разумеется, утомленное растение не может успешно бороться со смертью. Следовательно, можно по окраске лепестка обнаружить невидимые зоны утомления.

Для этого лепесток яркой окраски помещается между двумя металлическими шаблонными образцами. Эти две пластинки подсоединяются к электрической катушке, и определенные участки лепестка раздражаются током до утомления. После раздвигания пластинок мы не можем обнаружить никаких видимых изменений, хотя скрытое изображение утомления находится в месте, подвергнутом действию электрических ударов.

Если теперь поместить объект в баню, скажем, с температурой 50°C , то с нетронутой свежей частью лепестка ничего не произойдет, и обесцвечивание начнется только при температуре 60°C . Однако утомленная часть лепестка умирает при менее высокой температуре, и место локального отмирания будет обесцвечиваться. Таким способом можно по обесцвечиванию, сопровождающему смерть, наглядно проследить за развитием невидимой картины утомления. Это делается с помощью термографа, записи высокой температуры и карты смерти.

Есть ли что-нибудь, напоминающее эту картину начинающегося умирания у растения в естественных условиях? Обратим внимание на пеструю окраску некоторых листьев; у листьев индийского вьющегося растения бегонии ползучей на ярко-зеленом фоне видны белые пятна. Эти пятна на самом деле бледность приближающейся смерти, и если мы исследуем листья, то найдем, что на месте пятен ткань начинает разрушаться от гниения, которое постепенно распространяется по листу. Бриллиантовый шатер листьев осенью не что иное, как чахоточный румянец перед наступающей смертью.

Электрическая разрядка при наступлении смерти

Уже объяснялось, каким образом изменения, о которых шла речь выше, могут быть обнаружены по возникновению сопровождающих их различных электрических импульсов. Так, внезапное возбуждение увеличивает электроотрицательность. Я покажу, что в момент смерти происходит сильное возбуждение и — как результат этого — электрическая разрядка умирающей ткани.

Простой способ демонстрации данного явления — взять одну половинку зеленой горошины и соединить внешнюю и внутреннюю ее поверхности с гальванометром; затем ее нагреть в температурной бане. При точке смерти в 60°C через нее проходит сильный электрический разряд, достигающий $0,5\text{ в}$. Если 500 пар половинок горошин собрать в определенном порядке в серии, то конечное электрическое напряжение составит 500 в , что вполне достаточно для гибели на электрическом стуле неподозревающей об этом жертвы. Хорошо, что повар не знает об опасности, которая ему угрожает, когда он готовит это особенное блюдо, и, к счастью для него, горошины не соединяются в упорядоченные серии.

Возвращение памяти

Далее рассмотрим очень интересное вторичное явление, связанное с электрической спазмой и непосредственно предшествующее смерти. Я говорю о внезапном возвращении памяти перед смертью, о чем мы все неоднократно слышали. Теперь я могу письменно прокомментировать исследования, предпринятые мною при изучении фундаментальной основы памяти. После каждого раздражающего удара легко реагирующая поверхность претерпевает молекулярную перестройку, в результате которой возвращение к исходному состоянию совершается крайне медленно; однако восстановление никогда не бывает совершенно полным. Как отпечатки от раздражителя остаются следы в виде скрытого изображения, невидимого даже под микроскопом. В определенных условиях этот невидимый отпечаток становится заметным. Я мог получать изображения на металлической пластинке, ничем себя не выдающие, и все же, если эти места подвергались диффузному раздражению, невидимый образ легко проявлялся.

Подобным образом картины, запечатленные чувствующей поверхностью, остаются спящими, скрыты в памяти и могут возвращаться в будущем под влиянием сильных внешних воздействий. Т. е. возвращение памяти есть результат действующего на восприимчивую поверхность сильного потрясения, пробуждающего спящие образы. Мы видим, что, когда организм борется со смертью, электрическая спазма пронизывает все его части, и это сильное и общее раздражение — теперь уже ненамеренное — способно втиснуть в короткие мгновения непрерывную панораму всех картин, скрытых в памяти.

Спазмы смерти

Различные симптомы смерти у обычных растений — опускание, увядание и обесцвечивание — появляются не сразу в момент наступления смерти, а несколько позднее. Даже после воздействия высокой температуры, превышающей смертельную, растение некоторое время продолжает выглядеть свежим и живым. Как же тогда можно отличить мертвое растение от живого и как найти точный момент перехода состояний?

Их можно распознать, наблюдая за исчезновением некоторых реакций, характерных для живого состояния. Идеальным, безупречным методом является обнаружение такой реакции, которая при наступлении смерти внезапно переходит в свою противоположность. Этим мы избавимся даже от той небольшой доли неуверенности, которая неустранима при определении точки крайнего предела истощения. Такой совершенный метод я получил, открыв спазмы смерти у растений, аналогичные спазмам смерти у животных.

Для облегчения записи наступающей смерти растений были разработаны два различных метода. Первый заключается в обработке растения постепенно повышающейся температурой вплоть до градуса смертельной тем-

пературы. Второй метод, менее безупречный, основывается на применении такой дозы разбавленного яда, которая окажется смертельной после более или менее короткого периода, зависящего от дозы и силы отравляющего вещества.

Регистратор смерти

Мне удалось разработать аппарат, регистрирующий смерть, при помощи которого можно получить от умирающего организма непрерывную запись с истинной точкой наступления смерти. Записывающая аппаратура вибрационного типа; пластинка из матового стекла раскачивается вперед и назад электромагнитным устройством и отмечает серией точек каждый градус при повышении температуры. Для получения записи наступающей смерти мы берем мимозу (другие растения могут быть использованы с равным успехом) и подвергаем ее действию постепенного повышения температуры на водяной бане. На этой записи сильное движение вверх показано нисходящей кривой, движение вниз — восходящей кривой.

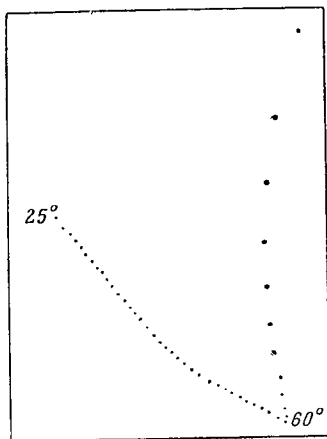


Рис. 39. Кривая жизни и смерти мимозы

Последовательный ряд точек, идущий вниз на растянутом участке кривой, показывает повышение температуры (каждый интервал соответствует на 1°C). Судорожное сокращение в момент инверсии кривой происходит при 60°

Опыт начинали при 25°C . Действие повышения температуры в бане само по себе выражается в сильном расслаблении, и кривая, как видно, движется вниз. Это продолжается до тех пор, пока мы не замечаем короткую паузу в движении где-то около 60°C . Затем происходит внезапная спазма — спазма смерти, писчик конвульсивным движением подскакивает вверх (рис. 39). Посмотрите, как отчетлива точка превращения. Таким образом, вся запись в целом — это кривая жизни и смерти. Если растение будет охлаждено до точки превращения, то оно останется живым, но если эта точка пройдена, то возврата к жизни быть не может. Именно в этой поворотной точке разрешается конфликт между жизнью и смертью.

У молодых и сильных экземпляров предсмертная агония очень жестока; с увеличением возраста она становится слабее. У очень старого организма на записи линия жизни переходит почти незаметно в линию смерти. Если растение было утомлено предварительным перенапряжением, смерть наступает при более низкой температуре. В частном случае утомленное растение погибло при 37°C ; точка смертельной температуры снижается на 23°C .

Если растение было утомлено предварительным перенапряжением, смерть наступает при более низкой температуре. В частном случае утомленное растение погибло при 37°C ; точка смертельной температуры снижается на 23°C .

Возбуждение, вызываемое смертью

Растение можно рассматривать как колонию живущих единиц, и можно убить часть единиц, не разрушив остальные. Что случится, если часть растения будет умерщвлена? Если возникает сильное возбуждение, вызванное смертью, оно передается и обуславливает соответствующие ответы отдаленных двигательных органов. Это демонстрируется следующим опытом.

Нижний конец корня мимозы помещается в баню с повышающейся температурой. В критической точке возник сильный импульс возбуждения, который, поднявшись вверх, вызвал опускание всех верхних листьев в соответствующей последовательности. То, что возбуждение было следствием локального смертельного поражения, доказывается выпрямлением верхних листьев через 20 мин. Охлаждение воды в бане и повторное ее нагревание не приводило к появлению нового импульса, так как погруженная часть растения была уже мертва. Затем растение было опущено в воду чуть ниже, и повторение опыта вызвало появление нового импульса возбуждения, обусловленного смертью неповрежденной части живого стебля; ответ на переданное возбуждение вновь выражался в последовательном опускании листьев. Это служит окончательным доказательством возникновения в ткани сильного возбуждения в момент смерти.

Точно так же часть ткани, подвергаясь действию яда, посылает импульс возбуждения в момент смерти. Быстрее это происходит под влиянием сильных или опасных ядов. При действии слабой концентрации ядов наблюдается задержка до тех пор, пока требуемое длительное применение не приведет к смертельному результату.

Непрерывность между жизнью и смертью

На основании данных соображений кажется, что явления жизни и смерти не полностью противоположны, и существует непрерывность, которая прокладывает мостик над пропастью. После каждого воздействия организм некоторое время ошеломлен и не реагирует, после чего постепенно возвращается к исходному состоянию. Продолжительность периода нечувствительности увеличивается с увеличением интенсивности раздражителя. Чувствительность и нечувствительность — признаки жизни и смерти, — таким образом, чередуются. В сущности, вся наша жизнь состоит из непрерывного ряда начинающихся смертей! После обычного умеренного раздражения происходит быстрое восстановление, но после чрезвычайно сильного шока возврата нет. Смерть — экстремальный случай раздражения.

В записях ответов мимозы, сделанных при обычном, сильном и чрезвычайном раздражении, мы находим определенные характерные различия. В первом случае восстановление протекает в течение 15 мин.; как видно из кривой, восстановление достигается на оси или основной линии (см. рис. 4). При сильном раздражении восстановление длится более часа, кривая

восстановления достигает оси на более далеком расстоянии. И в этом случае еще сохраняется возможность полного восстановления. Но удар может быть настолько сильным, что окажется смертельным, и сильное судорожное сокращение будет спазмой смерти. Линия восстановления пойдет параллельно оси и никогда с ней не встретится.

Давайте рассмотрим предполагаемый случай реального изображения предмета в вогнутом зеркале. Отраженные лучи пересекаются и встречаются на оси, образуя реальное изображение. Если предмет пододвигается все ближе и ближе, изображение, подобно кривой восстановления при сильном раздражении, проецируется на большей площади. Наступает момент, когда отраженные лучи не могут встретиться и изображение не может образоваться на этой стороне поверхности зеркала. Но исчезает ли оно совсем? Нет, иллюзорное отражение перенесено теперь на другую сторону зеркала! После смертельного удара жизнь не восстанавливается на этой стороне Великого Зеркала, в которое мы наблюдаем отраженную Природу, так, может быть, и здесь происходит возвращение и обновление на другой стороне, повернутой от нас?

Наши безмолвные спутники, молчаливо растущие за нашей дверью, поведали нам повесть о своей трепетной жизни и судорожной смерти в записях, которые мы можем прочесть. Можно ли не сказать, что их история полна пафоса, лежащего по ту сторону наших представлений?

Углубляется или уменьшается наше окончательное осознание загадки в понимании этого единства жизни? Исчезает ли наше чувство удивления, когда мы представляем себе в бесконечном пространстве молчаливой и безголосой жизни предзнаменования еще более сложных явлений? Не потому ли вызывает у нас наука чувство глубокого благоговения? Не продвигает ли нас каждый ее успех на новую ступеньку по тернистому пути, по которому должен подняться каждый, кто хочет смотреть с горной вершины знания на обетованную землю истины?



Рис. 40. Лист *Desmodium gyrans*
Два маленьких боковых листочка
находятся в состоянии самопроиз-
вольного движения

Глава X

АВТОМАТИЗМ

Как известно, растения отвечают даже на очень слабое раздражение. Каждое такое ответное движение растения, так же как и животного, возникает в результате определенной причины, а именно — вследствие предшествующего раздражения. Однако существуют и другие более таинственные движения, совершаемые, на первый взгляд, беспричинно. Может показаться, например, что сердце бьется независимо. Сокращение сердца

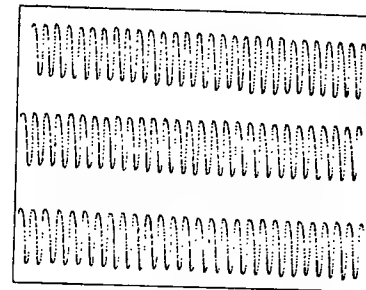


Рис. 41. Продолжительная за-
пись пульсаций листочка десмо-
диума в течение 4 час.

сменяется расслаблением, и этот ритм поддерживается спонтанно в течение всей жизни. Эти автоматические движения остаются непонятными и приписываются каким-то неизвестным и загадочным внутренним причинам. Как же все-таки решается загадка этого автоматизма?

Хотя автоматические движения обычно ассоциируются только с жизнедеятельностью животных, подобная активность найдена и у растений. Ярким примером служит телеграфное растение *Desmodium gyrans*, растущее на берегах Ганга. Трудно встретить явление более удивительное, чем непрерывно работающие листочки этого растения. Его сложный лист состоит

из трех листочков: большого основного и двух маленьких боковых (рис. 40). Маленькие листочки двигаются вверх и вниз подобно семафору. В жаркий день они безостановочно машут вверх и вниз и, по убеждению части сельских жителей Индии, танцуя, переговариваются между собой. На самом деле мельчайшие листовые подушечки в местах присоединения листочков не подвергаются влиянию какого-то определенного фактора, а испытывают самопроизвольные неожиданные сокращения, сменяющиеся медленным расслаблением и восстановлением.

Я мог записать пульсирующие движения листочков в течение двадцати четырех часов. Запись для четырех часов приводим на рис. 41. Эти пульсации необычайно однообразны.

Автоматическая пульсация у животных и растений

Существует определенное сходство между автоматической пульсацией листочков телеграфного растения и сердца животного. Простое ли это сходство или оно имеет глубокие корни? Если есть принципиальная общность,

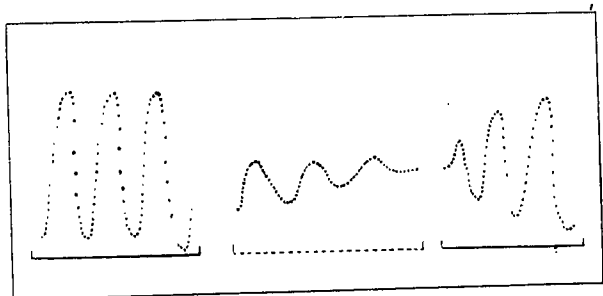


Рис. 42. Влияние орошения и засухи на пульсации у десмодиума

Первые серии пульсаций — норма; вторая — остановка при засухе; третья — восстановление пульсаций после орошения

то изменения внешних условий будут действовать одинаково на растение и животное.

Ответы сердечной ткани, изученные на сердце лягушки и других животных, требуют для начала пульсации некоторой определенной величины внутреннего давления. Это хорошо демонстрируется в опыте с возобновлением пульсации неподвижного сердца улитки при увеличении внутрисердечного давления.

Точно так же и листочки *Desmodium* замирают при снижении внутреннего гидростатического давления из-за потери запасов воды в растении. Орошение возобновляет пульсацию (рис. 42).

Под действием наркотиков сердцебиение начинает задерживаться. Приводимая выше запись показывает прекращение пульсации телеграфного растения под влиянием паров эфира. Видно, как пульсация постепенно останавливается. Когда пары эфира испаряются и в камеру вводится свежий воздух, минут через пятнадцать растение оживает и в конце концов возвращается к обычной пульсации (рис. 43).

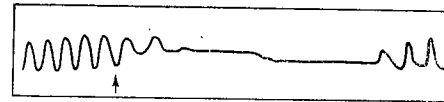


Рис. 43. Действие паров эфира

Антагонистическое действие ядов

Есть много параллельных черт автоматизма у животных и растительных тканей, которые будут описаны позднее. Здесь же я коснусь некоторых антагонистических реакций под влиянием разных ядов. Например, ядовитые кислоты останавливают пульсационную деятельность сердца, но эта необычная остановка происходит лишь при диастолическом расслаблении. Щелочные яды тоже прекращают биение сердца, но в другой фазе — при систолическом сокращении. Как мы убедимся дальше, действие этих двух ядов антагонистично, что следует хотя бы из такого факта: когда сердцебиение прекращается первым ядом, оно может быть восстановлено наложением второго. Это весьма интересный случай, когда один яд действует как антипод другого.

Удивительно было обнаружить те же самые реакции у *Desmodium*. Кислота останавливает пульсацию в диастоле, щелочь — в систоле. Более того, остановка, вызванная одним из этих двух ядов, может быть нейтрализована противоположным действием другого.

Эти опыты окончательно убеждают в глубокой идентичности пульсирующих механизмов у животных и растений. Но остается вопрос: что же является причиной этих автоматических движений?

Обнаружение связующего звена

До сих пор мы были знакомы с одиночным ответным движением от одиночного раздражения; теперь же мы знаем о существовании совершенно отдельного класса явлений, в которых движение происходит как будто без причин. Что между ними — пропасть или есть связующее звено, обнаружив которое мы подойдем к объяснению этих загадочных автоматических движений?

Эти связующие звенья мне удалось найти при изучении *Biophytum sensitivum* и *Averrhoa carambola*. *Biophytum* — это дикая трава, растущая

в окрестностях Калькутты. Ее чувствительные листочки расположены на стебле двумя длинными рядами и при возбуждении судорожно вздрагивают. *Averrhoa* — огромное дерево, листочки которого весьма чувствительны. Они устроены подобно листочкам *Biophytum* на длинном стебельке в два ряда. Попросту говоря, листочки горизонтально оттопырены. При возбуждении раздражителем любого рода каждый листочек *Biophytum* или *Averrhoa* реагирует падением и последующим восстановлением. Импульс, возникающий при сильном возбуждении одного листочка, распространяется на близлежащие, и тогда мы можем видеть незабываемое зрелище набегающих волн движения всех чувствительных листочков.

Множественный ответ

Характеристики реакций *Biophytum* и *Averrhoa* точно совпадают, поэтому я буду описывать, во избежание повторений, только реакцию *Biophytum* при увеличении интенсивности раздражителя. Отдельный листочек был подвергнут раздражению электрическим ударом при увеличении интенсивности от 0,1 единицы, через 0,5 единицы до 1 и 2 единиц. При 0,05 растение не отвечает, но уже при 0,1 дает явно выраженный ответ. Хотя интенсивность повышается до 1 единицы, ответ остается таким же. Следовательно, листочки *Biophytum* реагируют по принципу «все или ничего». Они или отвечают максимально, или не отвечают вообще.

Таким образом, видно, что 1 единица не вызывает соответственно большего ответа по сравнению с действием раздражителя в 0,1 единицы интенсивности. Что же происходит с избытком энергии, попадающей на листок в форме раздражителя? Нет необходимости полагать, что в каждом случае вся поглощенная энергия раздражителей тратится для движения; часть энергии рассеивается в виде тепла. Но вполне возможно, что избыток энергии может сохраняться для последующего выражения. Возьмем наглядный пример из физики: энергия, скрытая в сжатой пружине, при освобождении обуславливает стойкую продолжительную вибрацию. Тогда возникает вопрос, может ли аналогичное накопление энергии происходить в листьях *Biophytum* после избыточного раздражения. Предположим, что это происходит, и излишняя энергия может быть использована для запаса, невидимого немедленно глазом наблюдателя; но запасенная энергия может, однако, проявиться позднее в форме ритмического или повторяемого движения. Это и происходит в действительности, как видно из ответной реакции на раздражение интенсивностью в 2 единицы. Здесь мы находим, что единичное сильное раздражение вызывает не одиночный, а множественный ответ, выражающийся в периодической серии ответов (рис. 44).

Такой множественный (суммарный) ответ наблюдается от действия любого сильного раздражения — будь то механический удар, электрический ток, тепловой шок, сильное освещение или химическое раздражение. Постоянство сохранения суммарной активности все же зависит от энергии

удара, наносимого растению; действие умеренной силы вызывает незначительную, а сильное и продолжительное воздействие большую серию повторяющихся пульсаций (рис. 45). Здесь как бы аналогия с вибрацией камертона; слабо ударишь камертон — он звучит короткое время, более сильный удар вызовет стойкий и продолжительный звук.

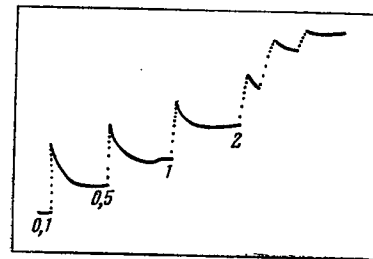


Рис. 44. Реакция листочка биофитума на раздражители величиной в 0,1, 0,5, 1 и 2 единицы

Множественный ответ можно видеть при действии раздражителя при 2 единицах

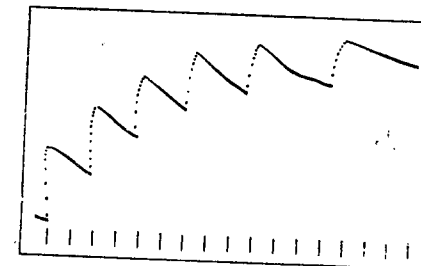


Рис. 45. Множественный ответ у аверроа при действии одиночного сильного электрического удара

Полуавтоматизм

В естественных условиях растение подвергается действию всевозможных раздражений, приносимых внешним миром. Оно реагирует на тепло, свет, механическое раздражение, движение воздуха, на различные химические вещества, присутствующие в нем самом или поглощаемые извне. В результате суммирования внешних воздействий энергии, накапливаемой растением, становится достаточно много, чтобы она вылилась через какое-либо возбуждение. В наших интересах критически проанализировать предисторию растений, которая ведет к предположению того, что эти движения самопричинны. Внутренние раздражители для автоматических движений в действительности являются внешними раздражителями, уловленными организмом.

Для удобства можно разделить растения на два класса: обычные и автоматические. *Biophytum* в обычных условиях подходит под первую категорию, так как дает одиночный ответ на одиночное среднее раздражение. Но при сильном раздражении *Biophytum* дает множественные ответы явно автоматического характера. Таким образом, между обычным и автоматическим отвечающим растением существует общность.

Давайте теперь посмотрим, можно ли растения с выраженным автоматизмом заставить вести себя как обычные растения, если они обусловлены накоплением избыточной энергии, которая позволяет, скажем, *Desmodium*

осуществлять спонтанные движения. Я взял *Desmodium* и закрыл растение от внешних раздражений. Уровень запаса энергии скоро понижается, и это приводит к прекращению пульсации (рис. 46). Новая порция энергии возобновляет пульсацию; причем слабый раздражитель вызывает одиночный ответ, сильный — целую серию множественных ответов. Когда растение возвращается к нормальным условиям раздражений окружающей среды, оно вновь приобретает свою автоматическую активность.

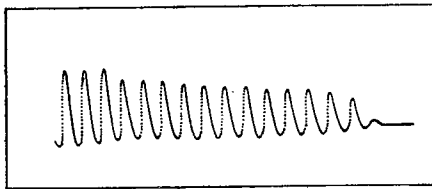


Рис. 46. Постепенное прекращение пульсаций десмодиума после истощения накопленной энергии

Энергия накапливается и затем прорывается в самопроизвольных движениях. Этот факт проливает свет на природу различных движений, до сих пор считавшихся нерациональными. Здоровый ребенок, пробуждаясь после еды, ворочается или подпрыгивает ритмически снова и снова, осво-

бодаясь от переливающейся энергии. Это также свойственно и подросткам. Доставляющее удовольствие раздражение выливается у них в форме радостного ритмичного танца. Часто они удивляют длинным замысловатым зигзагообразным росчерком. Может быть, эта множественная ритмичная реакция и выражается в бытующем через край чувстве собственного достоинства.

Ритмическое ощущение

Множественный ответ характерен не только для грубых механических движений, но присущ также тонкой сфере ощущений.

Давайте подумаем на минуту о действии на сетчатку сильного раздражения светом. Мы смотрим какой-то момент на раскаленную нить электрической лампы и затем закрываем глаза. Даже при прекращении раздражения последствие света устойчиво и проявляется в виде серии сильных зрительных образов, длительное время попеременно появляющейся и исчезающей. Это означает, что интенсивное световое раздражение вызывает множественный ответ.

Это одинаково справедливо и для всех форм умственного раздражения. Они, будучи достаточно интенсивными, самосовершенствуются повторением и становятся устойчивыми. И мы напрасно стараемся избавиться от них. Нас преследуют мысли даже в снах. Подобно другим формам живой материи нервная ткань настраивается и подготавливается к добавочному ответу тем же самым раздражителем, который и вызывает образ. Это как бы совокупность действия повторяемого раздражения, которое активизирует нервное вещество в конечном итоге до автоматической деятельности, как нам это представляется во многих процессах от зарождения мысли до вдохновения.

Временная и постоянная спонтанность

Постоянство пульсационной активности при прекращении внешнего раздражения зависит от способности к накоплению. Я нахожу, что в этом отношении растения делятся на два различных типа. У одного из них избыток достигается при очень большом уровне накопления, и множественный ответ у них недолговечен. Эти растения нужно держать в одинаковых условиях постоянного раздражения извне. Они чрезвычайно зависят от внешних влияний и, когда источники возбуждения устраняются, очень скоро приходят к бесславному финишу. Примером этой категории является *Biophytum*. У второго типа растений для автоматической активности требуется более или менее продолжительное накопление до того, как энергия перельется. Но в этом случае спонтанные вспышки устойчивы и продолжаются в течение долгого периода, даже когда на растение уже не действует мгновенный раздражитель. Такие растения поэтому не так сильно зависят от солнечных лучей, идущих из Вселенной. Примером данной категории растений может служить *Desmodium*.

Нет ли здесь предполагаемой параллели между этим явлением и вдохновением художников и писателей? Для того чтобы это возвышенное состояние пришло, тоже необходимо предшествующее накопление до того, как чувства наполнят человека до краев. Вдохновение, помимо всего прочего, — это еще и всеобъемлющее ощущение полноты жизни, достигнутое без всяких усилий. Если же стремиться к такому состоянию, нужно раз и навсегда решить, по чьим стопам следовать — *Biophytum*, с его обязательной зависимостью от благоприятных влияний извне и его эфемерной активностью, или же по стопам *Desmodium*, с его терпеливым и продолжительным накоплением сил, обеспечивающим впоследствии непрерывное и устойчивое действие.

Таким образом, продолжительность ответа прослеживается как у растений, так и у животных от простого через множественный к автономному ответу. Еле заметное или умеренное раздражение пробуждает одиночный ответ, будь он механический или физический. С другой стороны, сильное раздражение дает начало разнообразным формам множественного ответа. Избыток энергии, получаемый при поглощении различных раздражителей внешней среды, бьет ключом и проявляется в спонтанном ритмическом ответе. Это и пульсация листочков *Desmodium*, и биение сердца, — это везде, где возникают ощущение и мысль.

С определенной точки зрения, к живому организму можно попросту подойти, как к машине. Но для того чтобы эта живая машина постоянно работала, используя все сложные и удивительные способы, которыми она обладает, — от механического движения через пульсирующее ощущение к самозарождающейся мысли, — необходимо нечто неизмеримо большее, чем механическое совершенство. Живой организм может ощущать биение жизни только в том случае, если будет находиться в постоянном единстве со всеми силами окружающего его мира.

Глава XI

РОСТ РАСТЕНИЙ

Явление роста представляет собою еще один пример автоматической активности. Имеется ли сходство между этой и другими формами самопроизвольной активности? Влияет ли одинаковым образом изменчивость внешних условий на все виды автоматической активности?

Вопросы роста и его изменений под влиянием перемены внешних условий представляют большой практический интерес, ибо мировые ресурсы питания зависят от роста растений. И раскрытие всех условий, благоприятствующих росту, имеет поэтому исключительно важное значение. Как изменяется рост растений под влиянием внешних факторов?

Измерение роста

Основным затруднением в исследовании данной проблемы является исключительная медлительность процесса роста. Даже вошедшая в поговорку улитка продвигается со скоростью в две тысячи раз большей, чем верхушечная точка растущего побега. Средняя скорость роста составляет около $0,0001 \text{ см/сек}$, или половину длины волны линии натрия!

Выявление и измерение скорости роста при помощи чувствительных ростометров, применявшихся до сих пор, требуют длительного времени. Для точного исследования влияния того или иного фактора на рост необходимо держать строго постоянными в течение всего эксперимента все другие меняющиеся условия — свет и температуру. Сохранять эти условия абсолютно постоянными мы можем только в течение нескольких минут. Эксперименты, требующие многих часов непрерывного наблюдения, страдают поэтому серьезными ошибками, которые искажают результаты.

Единственно удовлетворительным методом является такой, который сводит длительность эксперимента к нескольким минутам. А для этого нужен аппарат с весьма сильным увеличением и автоматической записью скорости роста.

Крескограф большого увеличения

Я сконструировал аппарат, с помощью которого рост становится мгновенно отчетливо видимым. Аппарат дает увеличение в десять тысяч раз. Такое увеличение повысило бы скорость улитки до скорости курьерского поезда.

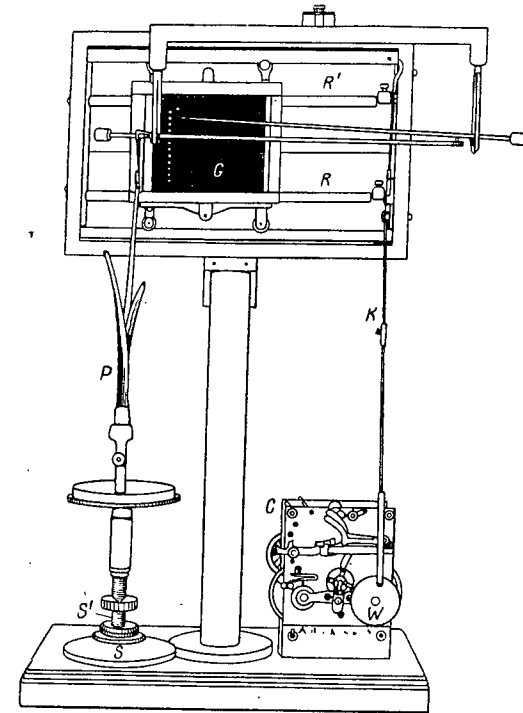


Рис. 47. Крескограф большого увеличения

P — растение; *C* — осцилляционное устройство с часовым механизмом, с помощью которого закопченная стеклянная пластинка движется взад и вперед

Крескограф большого увеличения состоит из системы двух рычагов. Один из них увеличивает в сто раз, а второй увеличивает результат первого рычага еще в сто раз, что дает общее увеличение в десять тысяч раз (рис. 47). Запись производится на закопченной стеклянной пластинке, которая движется вперед и назад с интервалами от 2 до 10 сек. с помощью вибрационного устройства. Пластинке одновременно сообщается боковое движение с равномерной скоростью. Таким путем получается кривая роста.

Стимулирующий фактор, увеличивающий скорость роста, отклоняет кривую вверх; угнетающий фактор отклоняет ее вниз.

Посредством метода сильного увеличения выявлен ряд неожиданных интересных характеристик роста. Установлено также существенное сходство роста с другими видами автоматической активности.

Пульсации роста

Подобно другим видам автоматической активности рост бывает ритмическим, или пульсирующим. Это видно на кривой рис. 48, показывающей

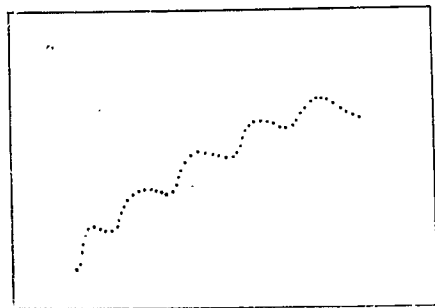


Рис. 48. Запись пульсации роста с помощью крескографа большого увеличения

крутой подъем, за которым следует падение, достигающее около $\frac{1}{4}$ высоты подъема. Разность двух фаз представляет остаточный рост. Таким образом, процесс роста неровный, он подобен волнам прибоя.

Действие внутреннего гидростатического давления

В листочке десмодия при падении внутреннего давления в условиях высыхания пульсационная активность прекращается; после орошения пульсация, однако, возобновляется.

Таким же образом в условиях высыхания приостанавливается рост. Интересно отметить, что орошение корня растения несколькими каплями воды уже вызывает пульсации роста, которые быстро замирают. Более обильное орошение обеспечивает устойчивый рост. Я уже отмечал, что повышенное внутреннее давление, усиленное состояние тургора, ускоряет рост. Тургор ткани поддерживается пульсационной активностью, которая снабжает соками зону роста. Можно констатировать в общем виде, что любое условие, повышающее скорость восхождения соков, одновременно увеличивает тургор и скорость роста. И наоборот, условия, замедляющие восхождение соков, уменьшают тургор и подавляют рост.

Действие раздражителей

В одной из предыдущих глав я отмечал, что в органе с листовыми подушечками раздражение вызывает уменьшение тургора и сокращение (см. стр. 191). Такое же, в основном, действие оказывает раздражение на растущий орган. Я исследовал изменение роста под влиянием нарастающей интенсивности раздражения. Приложение электрического раздражителя в 0,5

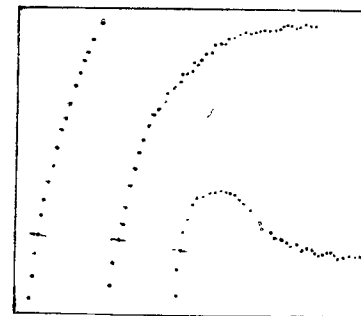


Рис. 49. Влияние электрического раздражения нарастающей интенсивности в 0,5, 1 и 3 единицы на ростовое удлинение

Последняя кривая представляет фактическое укорочение растущего органа под действием раздражения

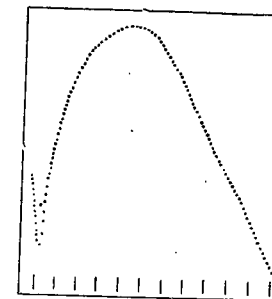


Рис. 50. Сократительный ответ растущего органа на действие электрического удара

Последовательные точки показывают интервалы в 4 сек. Вертикальные черточки внизу диаграммы показывают интервалы в 1 мин. (увеличение в 1000 раз)

единицы производило слабое отклонение кривой книзу, показывающее умеренную задержку роста. Интенсивность в 1 единицу показывала более значительную задержку, а раздражитель интенсивностью в 3 единицы приводил к истинному сокращению, как это видно из крутого падения кривой (рис. 49). Таким образом, раздражение вызывает реакцию, противоположную реакции нормального ростового удлинения. Ее можно назвать «начальным» сокращением, ибо при повышении интенсивности раздражителя оно переходит в истинное сокращение.

В процессе данного исследования установлен поразительный факт: умеренный раздражитель задерживает рост, а слабый — ускоряет. Сильное и слабое раздражения дают диаметрально противоположные эффекты. Более широкое проявление этого принципа найдем в действии лекарственных веществ, которые могут рассматриваться как химические раздражители.

Сходство в реакциях органов с листовыми подушечками и растущих органов

Я показал, как под влиянием достаточно сильного раздражителя ростовое удлинение переходит в истинное сокращение. После периода отдыха рост возобновляется. Реакция и восстановление, представленные кривой на рис. 50, в основном схожи с реакцией и восстановлением органа с листовыми подушечками. Различие лишь в степени процесса.

Преобладает ошибочное мнение, что различные формы раздражения вызывают несходные реакции. Результаты моих исследований подтверждают эту ошибочность. Все формы эффективного раздражения — посредством прикосновения электрического тока, света — вызывают ту же реакцию сокращения.

При диффузном раздражении растущий орган подвергается одинаковому сокращению во всех направлениях, вследствие чего происходит укорочение органа. Но если только одна сторона органа подвергается локальному раздражению, то лишь эта сторона и сокращается, вызывая изгиб органа. Позднее это явление будет освещено более подробно.

Действие температурных колебаний

Изменение температуры оказывает заметное влияние на скорость роста. Рост тормозится при падении температуры и приостанавливается при критически низкой температуре. И наоборот, тепло вызывает удивительно быстрое увеличение роста до достижения оптимального уровня температуры, сверх которого опять наступает замедление роста; при 60° наступают смертельные судороги, и процесс роста совершенно прекращается.

Действие анестезирующих веществ

Малая доза слабого анестезирующего вещества, например эфира, стимулирует рост. Начальный отрезок кривой на рис. 51 показывает нормальную скорость роста; слабая концентрация паров эфира вызывает крутой подъем кривой, указывая на повышение скорости роста. Хлороформ в малой дозе, слабо поглощаемый вначале, вызывает ускорение роста. По мере увеличения поглощения хлороформа происходит замедление роста вместо его ускорения, что затем приводит к судорожному сокращению. Вершина кривой представляет демаркационный раздел между жизнью и смертью: после него выступают пятна обесцвечивания, которые быстро расширяются, и растение гибнет.

Эксперимент с действием эфира указывает на возможность оживления приостановившегося роста при помощи слабого раздражителя.

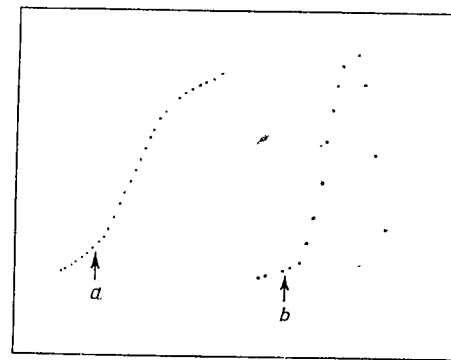


Рис. 51. Влияние анестезирующих веществ на рост
a — увеличение при малой дозе эфира; b — за начальным увеличением следует судорожное смертельное сокращение под действием хлороформа

Действие химических раздражителей

Сколько-нибудь заметный прогресс в научной агрономии возможен лишь в том случае, если удастся выявить факторы, значительно увеличивающие активность роста. До сих пор для этой цели использовались лишь немногие стимулирующие факторы. Между тем имеется целый ряд других факторов, действие которых оставалось для нас совершенно не известным. Кроме того, применявшийся до сего времени эмпирический метод в использовании некоторых химических раздражителей и электричества, не всегда давал одинаково успешные результаты. Причина этой аномалии крылась, как оказалось, в игнорировании весьма важного фактора — величины дозы. Так мы установили, что, в то время как определенная интенсивность электрического тока усиливает рост, превышение критического уровня интенсивности замедляет рост. Это верно и по отношению к химическим раздражителям. Поразительный результат получен с некоторыми ядами, которые в нормальной дозе убивают растение, но в чрезвычайно малых дозах действуют как исключительно эффективный раздражитель, способствующий росту. Фактически растения ведут себя в данном отношении как человеческие существа. Опыты над растениями открывают, следовательно, новые возможности в фармакологии и медицине. Кроме того, крескограф большого увеличения может служить для проверки действия того или иного удобрения, которое требует лишь нескольких минут вместо целого сезона и исключает ошибки, возникающие при длительности экспериментирования вследствие изменчивости внешних условий.

Рост зависит не только от интенсивности физического или химического раздражения, но также от точки приложения раздражителя и от тонического состояния растения.

Точка приложения раздражителя

Рост и все связанные с ним изменения имеют место в более или менее ограниченной зоне — несколько позади верхушечной точки растущего органа. Когда раздражитель наносится *прямо* в этой зоне, он вызывает замедление роста, которое при сильном раздражении приводит к истинному

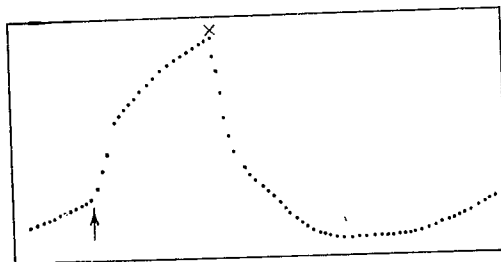


Рис. 52. Действие прямого и косвенного раздражений на рост

Косвенное раздражение в точке, помеченной стрелкой, повышает скорость роста. Прямое раздражение в точке, помеченной крестиком, вызывает противоположный ответ в виде сокращения

сокращению и укорочению органа. Но совершенно неожиданный результат получается в случае приложения раздражителя на некотором отдалении от ростовой зоны. При таком косвенном раздражении скорость роста эффективно повышается. Это видно из кривых на рис. 52. Нормальный рост представлен начальным подъемом кривой. Косвенное раздражение, примененное в точке, обозначенной стрелкой, вызывает крутой подъем кривой, указывающий на повышение скорости роста. Затем раздражение было применено в точке, помеченной крестом, в результате чего не только приостановился рост; но орган заметно сократился, что видно из падения кривой (см. также рис. 62).

Закон действия прямого и косвенного раздражения: *прямое раздражение вызывает сокращение; косвенное — противоположный эффект — растяжение.*

Значение тонического состояния

В медицинской практике часто встречается аномалия, когда одно и то же лекарство оказывает диаметрально противоположные действия на различные индивидуумы. Причина этой аномалии в том, что тонический уровень

или конституция различных индивидуумов неодинаковы. Правильное лечение требует учета конституции пациента, ибо действие того или иного лекарства в значительной степени зависит от тонического состояния лица, его принимающего.

В опытах над растениями я искусственно изменял тонус или конституцию различных партий однородных семян. Одни оставались нормальными для контроля, другие угнетались до субтонического состояния, третьи приводились в оптимальное состояние исключительной жизнеспособности. Ко всем трем партиям растений применялась измеренная доза яда. Нормальные растения выживали после периода борьбы. Слабые растения сразу погибали без сопротивления. Но реакция сильных растений была совершенно другая: яд не только не наносил вреда, но фактически усиливал рост предполагавшихся жертв!

Факторы, влияющие на рост растений, весьма многочисленны. И лишь путем изучения действия каждого отдельного из этих факторов можно преодолеть те сложности, которые на первый взгляд кажутся неразрешимыми. Уменьшение длительности опытов, благодаря увеличению картины роста в десять тысяч раз, позволило нам выявить неожиданные характеристики роста. Я надеялся из мельчайших изменений скорости роста выявить также другие тонкие реакции; но это было возможно лишь при еще большем увеличении чувствительности метода исследований.

Глава XII

МАГНИТНЫЙ КРЕСКОГРАФ

В предыдущей главе описан метод регистрации изменений скорости роста в конфигурации выводимой кривой. Но вполне допустимо, что очень малые изменения скорости роста отображаются в кривой столь незначительными отклонениями, что они не могут обнаруживаться данным методом.

Компенсационный крескограф

В силу сказанного возникла необходимость в изобретении нового метода, при котором ускоряющее или замедляющее действие того или иного фактора на рост растения мгновенно показывалось бы движением стрелки

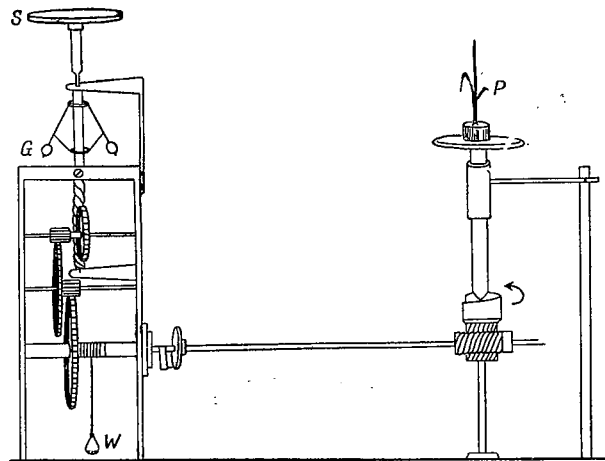


Рис. 53. Компенсационный крескограф

Компенсация ростового движения, осуществляемая посредством равнозначного снижения держателя растения P. Регулирующий болт S, устанавливающий скорость регулятора G, W — груз, приводящий в действие часовой механизм

индикатора. Мне удалось воплотить в жизнь эту идею: я разработал метод баланса, при котором растение опускается книзу с такой же точно скоростью, с какой вытягивается кверху верхушечная точка роста. Я ввел регулирующее устройство, наподобие компенсирующего механизма в астрономическом телескопе, каждые 24 часа нейтрализующего эффект движения Земли вокруг своей оси. Задача представляла, однако, особую сложность потому, что вместо компенсирования определенной скорости следовало предусмотреть возможность балансирования в широком диапазоне скоростей роста разных растений и даже одного и того же растения в различных условиях.

В компенсационном крескографе часовой механизм, приводимый в действие падающим грузом, снижает растение в таком же точно темпе, в каком оно растет. Путем постепенного поворачивания винта S вправо или влево скорость компенсационного падения может непрерывно увеличиваться или уменьшаться. Таким образом, скорость роста тщательно компенсируется и верхушечная точка роста продолжает оставаться на одном и том же уровне (рис. 53). Она прикрепляется обычным образом к крескографу большого увеличения, и тогда самописец выводит горизонтальную линию вместо кривой по предыдущему методу. Сбалансированный таким образом аппарат чрезвычайно чувствителен. Малейшее изменение скорости роста под влиянием внешнего фактора немедленно вызывает нарушение баланса и фиксируется отклонением от горизонтали. Данный метод настолько чувствителен, что он обнаруживает и регистрирует изменения скорости роста до 10^{-9} дюйма [11] в секунду.

О тонкости описываемого метода можно судить по кривой влияния углекислого газа на рост (рис. 54). Из опрокинутого над растением сосуда был выпущен углекислый газ, который стал обволакивать растение. Кривая показывает, что это вызвало немедленное ускорение роста, продолжавшееся 2,5 мин., а затем под влиянием продолжительного действия газа ускорение сменилось замедлением роста. Компенсационный крескограф не только выявляет благотворное действие того или иного фактора, но и указывает надлежащую дозировку.

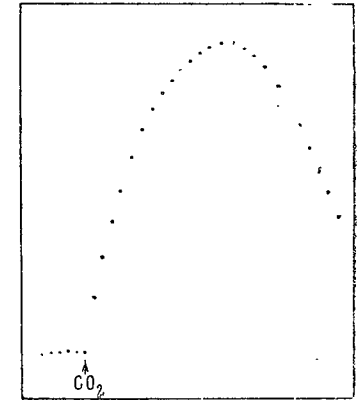


Рис. 54. Запись, показывающая действие углекислого газа на рост растений

Горизонтальная линия вначале показывает сбалансированный рост. Применение углекислого газа вызывает временное усиление роста, выраженное крутым подъемом кривой. Последовательные точки — интервалы в 10 сек.

Действие мгновенной вспышки света

Растения крайне медленно воспринимают свет: минимально эффективной считается непрерывная экспозиция на свету не менее 5 мин. Я провел исследования для выяснения ответа растений на экспозицию наименьшей длительности. Невозможно представить себе нечто более кратковременное, чем единичное сверкание молнии. Я выставил растущий побег, сбалансированный крескографом, на искусственную вспышку молнии, т. е. на свет единичной электрической искры между двумя металлическими шарами. Растение восприняло этот свет и ответило на него, что явствует из нарушения равновесия и автоматической записи, сделанной самим растением.

Радиоволны и рост

Итак, растения воспринимают не только слабое раздражение, но и раздражение исключительно малой длительности. Далее требовалось выяснить пределы восприятия различных видимых и невидимых лучей. Растения

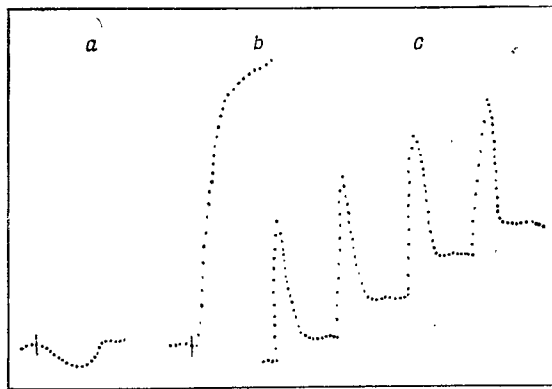


Рис. 55. Ответ растения на раздражение радиоволнами
а — ответ на слабое раздражение — ускорение роста; б — ответ на сильное раздражение — торможение роста; в — ответ на среднее раздражение — торможение, за которым следует восстановление темпа роста. Падение кривой соответствует ускорению, подъем ее — торможению роста

отвечают на ультрафиолетовые короткие волны замедлением скорости роста. Замедляющее действие света на рост растений убывает в сторону менее преломляемых лучей — желтых и красных. По мере дальнейшего продвижения в инфракрасную область спектра мы сталкиваемся с широким диапазоном электрической радиации, длины волн которой колеблются от кратчайшей, какую мне удалось воспроизвести (0,6 см), до нескольких миль. Издесь возник весьма интересный вопрос о том, отвечают ли растения на длинные волны, включая используемые для сигнализации на расстоянии.

Компенсационный крескограф был использован для фиксирования возможных изменений роста растений под действием радиоволн. Результаты моих исследований показали, что радиоволны вызывают характерные изменения в росте в зависимости от интенсивности воздействия. Слабые волны

вызывают ускорение роста. Очень сильные волны вызывают замедление роста, стойкое в течение долгого времени после прекращения раздражения. Но при раздражении волнами средней интенсивности за замедляющим эффектом следовало быстрое восстановление прежнего темпа роста (рис. 55). Пределы восприимчивости растений неизмеримо шире наших, растения не только воспринимают, но и отвечают на различные лучи широкого спектра радиоволн.

Пожалуй, к лучшему, что наши восприятия имеют границы. Иначе наша жизнь была бы невыносимой под непрерывным раздражением от бесконечных пространственных волн, проникающих и через каменные стены. Единственную защиту могли бы представлять герметические металлические жилища.

Магнитный увеличитель

Крескограф с увеличением в десять тысяч раз в сочетании с методом балла дал результаты сверх всякого ожидания. Это могло считаться достаточным, но человек никогда не остается удовлетворенным, и его неукротимое стремление превзойти ранее достигнутое является могучим стимулом всякого прогресса. И я принялся за изобретение суперкрескографа. Если с помощью двух рычагов я достиг повышения кратности увеличения со ста до десяти тысяч, то третий рычаг мог еще повысить эту кратность. Попытка полностью провалилась. Вес и, следовательно, трение в контактных точках сопряжения систем рычагов слишком увеличились, и теоретическая выгода была на практике полностью сведена на нет. Поэтому я вынужден был искать новое решение. Поскольку вещественные контакты оказались неприемлемыми, я должен был найти новый метод сопряжения, который был бы невещественным и поэтому свободным от трения. Решение было найдено в магнитном устройстве, в котором чувствительная система реагирует под воздействием помещаемого поблизости магнитного рычага.

Действие аппарата видно из рис. 56. SN — намагниченный рычаг на опоре. Короткое плечо его прикрепляется к вершечной точке роста растения W. Ростовое удлинение снижает конец N намагниченного рычага, что влечет за собой увеличение отклонения подвешенной намагниченной иголки ns с прикрепленным к ней зеркальцем. Чувствительность аппарата значительно увеличивается при использовании для ns совершенной аstaticеской системы игл. Световая линия, отражаемая зеркальцем, проецируется на дистанционную шкалу. Движение отраженного света показывает ростовое движение, увеличенное с десяти до ста миллионов раз.

Трудно представить себе такое изумительное увеличение. Некоторое конкретное представление можно получить, если вообразить, что движение улитки увеличено магнитным крескографом в десять миллионов раз. Примера подобной скорости не найти даже в современной артиллерии. 15-дюймовое орудие корабля «Куин Элизабет» посылает снаряд с начальной

скоростью 2360 футов в секунду [12], а улитка типа крескографа двигалась бы со скоростью в 24 раза большей. Если обратиться к масштабам космического движения, то точка экватора пробегает 1037 миль в час [13],

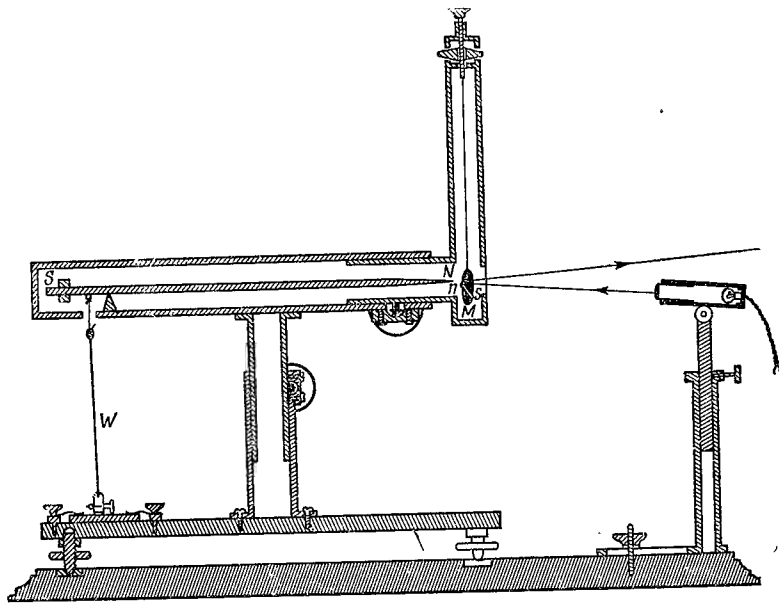


Рис. 56. Схема магнитного крескографа

SN — магнитный стержень на опоре; короткое плечо рычага прикреплено к растущему растению W. Ростовое удлинение снижает конец N рычага; это вызывает увеличение отклонения подвешенной иглы с прикрепленным к ней зеркалом M. Отклонение увеличивается отражением световой точки

а крескографическая улитка могла бы презрительно глядеть на медлительную землю, которая делала бы один оборот вокруг своей оси, в то время как улитка успела бы пробежать это расстояние сорок раз.

Омоложение

Нельзя представить себе другое устройство, которое бы так выявляло скрытые процессы жизнедеятельности растений, как данный магнитный аппарат. Я наблюдал, как рост многих растительных органов заканчивается с достижением зрелости. В таких случаях, когда период роста заканчивался нормально, я иногда находил возможность восстановить процессы роста путем применения соответствующих раздражителей. Здесь во всяком случае находит поддержку извечная мечта об омоложении. Даже наш

собственный опыт показывает, что стимул надежды и устойчивого оптимизма сохраняет человека молодым, а пессимизм и цинизм приводят к преждевременной старости и одряхлению.

На грани между жизнью и смертью

Магнитный крескограф замечательно демонстрирует процессы роста перед большой аудиторией. В Англии глубокой зимой, когда растения находились в состоянии спячки, демонстрация роста проходила в исключительно трудных условиях. Несмотря на это, мы заставили растения стряхнуть с себя летаргию и демонстрировали скорость их роста с помощью светового луча, мчавшегося через шкалу в 10 футов в течение 12 сек.; действительная скорость составляла менее стотысячной части дюйма в секунду.

Можно демонстрировать другие, еще более поразительные эксперименты по части угнетающего или стимулирующего действия лекарственных средств на рост растений. Этот рост в нормальных условиях показывается в увеличенном виде световой линией, мчащейся через шкалу. Под воздействием угнетающего фактора рост парализуется и световая линия останавливается, но доза раздражителя мгновенно снимает угнетение. Жизнь растения подчиняется воле экспериментатора. Он может повышать или угнетать жизнеспособность растения; может привести растение на грань смерти путем применения яда и, когда оно находится в неустойчивом состоянии между жизнью и смертью, воскресить его своевременным применением противоядия.

Человеческий организм обладает, конечно, несовершенным снаряжением для дерзновенных вылазок в великий океан неведомого. Из огромного количества всевозможных звуков его ухо улавливает лишь одиннадцать октав и лишь одну единственную октаву света охватывает его глаз. Но эти ограничения не только не мешали, а наоборот, побуждали человека к все большим усилиям для исследований в области невидимого. Тайнственные движения жизни не останутся скрытыми для него навсегда; неутомимая энергия и пыливость раскроют ему тайный смысл всех жизненных явлений.

Глава XIII

РАНЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Молчаливыми и безмятежными простирается перед нашими глазами бесчисленное множество растений. Но на них обрушиваются всевозможные удары, они подвержены ранениям и смерти. Как переносят растения сильные потрясения, например, после тяжелых ранений?

Я предпринял три самостоятельных исследования при изучении действия наносимых растению ранений. Целью первого исследования было выяснение действия повреждения растения на его рост; второе имело целью показать влияние ранения на пульсационную способность побега телеграфного растения [14]; задачей третьего исследования был анализ парализующего действия ранений.

Влияние ранений на рост

Используя крескограф большого увеличения, я подвергал растение различным раздражениям — от простого нажима до тяжелых ранений — и изучал реакции на рост. В одном эксперименте я сначала фиксировал кривую нормального роста, а затем раздражал растение, натирая его шершавым картоном. Скорость роста тогда замедлялась до двух третей нормальной. После этого растению давались 15 мин. отдыха, чтобы оправиться от раздражения, причем оказывалось, что прежняя скорость роста восстанавливалась лишь частично. Полное восстановление наступало только через час. Нажим замедляет рост, и чем грубее нажим, тем больше времени требуется растению, чтобы оправиться от раздражения.

Здесь позволю себе привести пример затруднения, которое долго меня озадачивало. Я прикреплял многие растения к крескографу для получения записей роста. Аппарат был отрегулирован в совершенстве, но все же роста не мог записать. Однажды растение случайно осталось прикрепленным к аппарату всю ночь и, к моему удивлению, я обнаружил, что растение, в предыдущий день не показавшее никакого роста, усиленно растет. Я понял, что неизбежного при привязывании растения к аппарату нажима оказывается достаточным для немедленной задержки роста, который во-

зобновляется лишь после того, как растение оправится от раздражения. Затем я провел процедуру, при которой растение устанавливалось возможно более деликатно и ему давались два часа отдыха до начала опыта. С этой предосторожностью я больше не испытывал затруднений в получении удовлетворительных результатов.

Булавочные уколы и ножевые надрезы

Далее я принялся за исследование действия булавочных уколов. Последние причиняли более сильное раздражение, чем трение или нажим. Здесь замедление роста достигало примерно трех четвертей нормальной его скорости и восстановление требовало пропорционально больше времени. Даже через час темп роста восстанавливался лишь до двух третей нормального.

Продольным ножевым надрезом наносилась более серьезная рана; это снижало темп роста приблизительно до одной пятой нормального. Последствия ранения от поперечного надреза были более тяжелыми. У чувствительных экземпляров это фактически вызывало конвульсивное сокращение.

Влияние встряхивания на темп роста

Телесные наказания явно не способствуют росту; об этом должны подумать школьные учителя! Истина, однако, заставляет меня признать, что они могут порой приносить и пользу. Ибо мои исследования показывают, что у активно растущих экземпляров встряхивание и удары вызывают замедление роста, но у экземпляров с темпом роста *ниже нормального* это же раздражение влечет за собой оживление и ускорение роста. Этим возможно, объясняется обычай некоторой части индийских крестьян давать хорошую встряску молодым всходам, если они отстают в росте!

Некоторые растения бывают, по неизвестным причинам, чахлыми, с хилыми ветками и дряблой листвой. В этих случаях удаление болезненных органов идет растению на пользу. Сильное потрясение возобновляет приостановившийся рост.

Влияние ранения на пульсирующие листочки

Листочки телеграфного растения обладают свойством автоматической пульсации. Если отделить черешок с листочками от материнского дерева и поместить его отрезанным концом в воду, пульсация приостанавливается из-за потрясения от перенесенной операции. Но постепенно эффект этого потрясения исчезает и пульсация возобновляется и продолжается примерно 24 часа. Смерть находит, однако, незащищенный доступ в рану и медленно, но верно наступает. Смерть добирается, наконец, до механизма

пульсации, и последний замирает. Мною предпринимались опыты по приостановке этого шестивия смерти. Проблема тесно связана с подлинным пониманием жизненных и других условий, под влиянием которых молекулярный механизм останавливается в объятиях смерти. В выполненной пока части экспериментов удалось лишь продлить при соответствующей обработке пульсационную способность растения на срок более недели.

Моторный паралич

Тяжелое ранение парализует моторную функцию листовой подушечки мимозы. Когда отрезается небольшая часть стебля с листом, шоковое действие передается каждой части материнского растения, и все листья никнут, оставаясь в состоянии депрессии весьма длительное время. Срезанная часть,

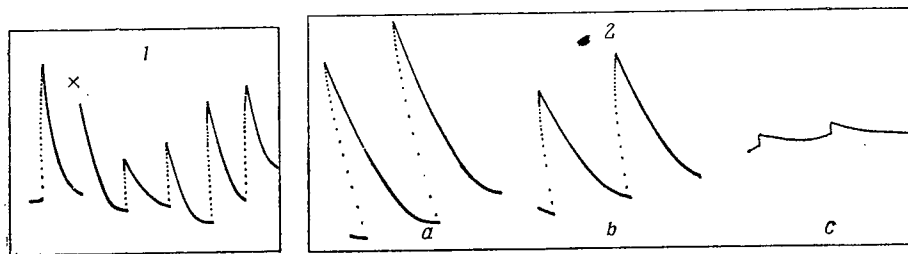


Рис. 57. Влияние пореза на материнское растение и на срезанный побег

1 — первый ответ — нормальный. Крестик показывает опускание листа после ранения. Последующие ответы показывают медленное, но полное восстановление;
2. — a — мощный ответ срезанного побега через 4 час. после ранения; b — угнетение через 24 час.; c — заметное угнетение и окончательное исчезновение ответа у погибшего побега через 48 час.

помещенная в питательный раствор, также находится в состоянии угнетения, о чем говорит поникший лист. В дальнейшем в поведении материнского растения и срезанной части замечаются значительные различия.

Материнское растение, парализованное ранением, оправляется медленно. Была зафиксирована реакция одного из листьев. Верхняя кривая на рис. 57 представляет нормальный ответ листа до нанесения раны. После ранения лист поник до положения, обозначенного на кривой крестом. Парализующий эффект ранения проверялся несколько раз и подтверждался автоматически действующим прибором. Возбудимость оставалась заторможенной в течение приблизительно двух часов, после чего растение постепенно начало восстанавливать свою возбудимость «ступенчатым» путем. В конце концов нормальные функции его полностью восстановились.

Лист срезанного побега, получающий питательный раствор, быстро воспрянул. Он стал необычайно энергичен в ответах. Этот пыл продолжался

целый день, после чего наступила странная перемена: сила ответа листа быстро упала; стройный до сих пор, он увял — смерть сделала свое дело.

Подобные реакции свойственны и другим растениям, в том числе деревьям.

Итак, в то время как раненое растение способно пережить бедствие, отделенный от него побег со свободным листом, даже роскошно питаемый, становится добычей смерти. Почему здесь такая разница? Причина в том, что растение или дерево крепко укореняется в своей почве. Это место его рождения, из которого оно черпает соответствующее питание и силы для жизненной борьбы. Многие волны перемен и бедствий прошли над ним. Внешние потрясения не могли его осилить; они лишь вызывали к действию его дремлющие силы. На внешние изменения оно отвечало контризмениями. Все увядающее и истощенное, например засохшие листья, сбрасывалось им, когда изменения укрепляли его приспособительные силы.

Дерево черпает дополнительную силу в своей наследственности. Каждая частица зародыша в семени несет на себе печать наследственности, как у могучего баньяна; прорастающие сеянцы проталкивают свои корни в податливую почву, чтобы надежнее закрепиться; ствол тянется к нему в поисках света, а ветви со своей лиственной кроной распространяются во всех направлениях.

Какая же это сила, которая сообщила дереву возможность сопротивляться и победоносно выходить из борьбы за существование? Это сила, черпаемая из места рождения, способность восприятия перемен и быстрого приспособления к ним и наследственная память.

Глава XIV

ВОСПРИЯТИЕ РАСТЕНИЯМИ НАПРАВЛЕНИЯ

В предыдущей главе рассматривались ответы растений на раздражение прикосновением или светом. Но эпидермис или кожица растений обладает малой жизнеспособностью. Поэтому возникает необходимость в специальных способах, посредством которых раздражение в усиленной форме могло бы достигать внутренних, более активных слоев клеток. Имеются различные пути, по которым механическое или световое раздражение вызывает раздражение живых клеток. Легкое проведение рукою по нашей коже производит слабое раздражение, но при наличии занозы рычажное действие последней вызывает сильное раздражение. У нас имеются волоски или ворсинки для чуткого восприятия внешнего раздражителя — прикосновения. Растения также обладают такими волосками или ворсинками. У мимозы эти волоски расположены на нижней стороне листовой подушечки и своим рычажным действием вызывают раздражение двигательной ткани. На многих усиках растений имеются осязательные углубления, посредством которых ощущается прикосновение. В отношении восприятия света Габерландт показал, что клетки эпидермиса многих листьев имеют форму чечевицы, так что падающий свет фокусируется на чувствительном слое протоплазмы и этим облегчается восприятие света.

Перечисленные выше раздражители обладают энергией и передают ее растению при ударе. В этих случаях мы легко можем установить направление раздражения. Но когда дело доходит до гравитационного стимула, мы встречаемся с большими трудностями. Следует вспомнить, что сила тяжести раздражает орган растения только в том случае, если этот орган сдвинут со своего нормального вертикального положения. Трудности состоят в том, что, во-первых, мы не можем видеть силу тяжести, как видим лучи света, и, во-вторых, сила тяжести действует только косвенно через специальный орган восприятия, как будет пояснено ниже.

Задача состоит в том, чтобы установить, какими средствами осуществляется геотропическое раздражение, и чтобы точно локализовать орган восприятия, благодаря которому растение в состоянии воспринимать

момент отклонения от вертикали, вызывающий ответное выпрямляющее движение.

Рассмотрим некоторые условия, вызывающие ускорение или замедление реакции.

Влияние температуры

Высокая температура отрицательно влияет на геотропическую реакцию. Я установил это из измерений, предпринятых при других равных условиях летом в Калькутте (температура 36°) и на горной станции Дарджилинг. Геотропическая реакция более отчетливо выражена в прохладном горном климате.

Усиленная геотропическая реакция при умеренно низкой температуре и заторможенная реакция при более высокой температуре дают нам объяснение движениям богомольной пальмы (см. рис. 32). Можно вспомнить, что наклоненный ствол быстрее выпрямляется в

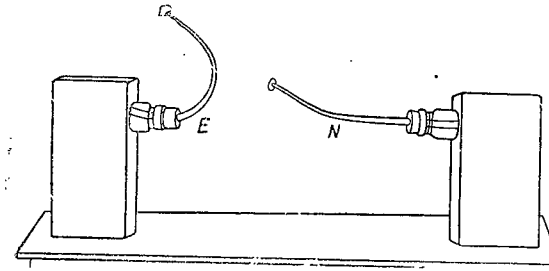


Рис. 58. Действие эфира на геотропический изгиб

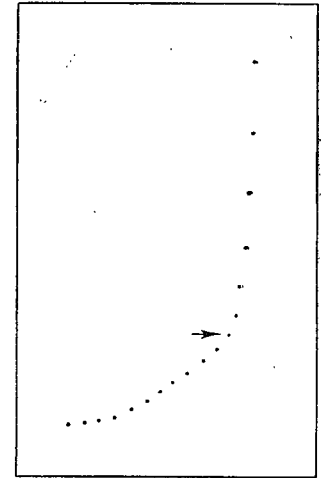


Рис. 58А. Действие эфира на усиление геотропической реакции

результате усиления геотропической реакции во время понижения температуры, в то время как повышение температуры вызывает противоположную реакцию.

Влияние эфира

Геотропическая реакция может быть чрезвычайно усилена применением умеренных доз паров эфира. Я подвергал геотропическому раздражению в течение часа два одинаковых черешка листьев настурции (*Tropaeolum majus*); один в нормальном (N), другой (E) в состоянии эфирного наркоза. На рис. 58 видно, как черешок в нормальном состоянии показал умеренный выпрямительный изгиб, а наркотизированный черешок не только выпрямился на 90° , но и перегнулся за этот угол.

На рис. 58А видно, что нормальная скорость геотропической реакции значительно усиливается после применения эфира, как об этом свидетельствует крутой подъем кривой.

Вернемся теперь к вопросу о характере органа, с помощью которого растение ощущает вертикальное направление и получает указания для вращения в нужное положение. Каменщики узнают точное направление силы тяжести посредством отвеса. Содержащаяся в нашем внутреннем ухе жидкость оказывает переменное давление в различных положениях, давая нам таким путем понятие о вертикальном направлении. У низших животных, например омара, имеются «отолиты», осязательные волоски и крупинки песка, вертикальное давление которых сообщает животным чувство ориентировки в пространстве.

Теория статолитов

Доказано, что вес твердых частиц, к примеру крахмальных зерен, находящихся в клетках растений, может придавать им роль статолитов, сообщая сигнал и стимулируя вертикальное выпрямление. Изучение распределения крахмальных зерен в клетках и анализ изменений их положения внутри клеток привели к возникновению теории статолитов, умело обоснованной Немецом, Габерландтом и др. [15].

Теория эта вызвала различные возражения, поскольку она основана на косвенных доказательствах. Прямая проверка теории должна дать уверенность, что изменение положения крахмальных зерен сопровождается физиологической реакцией растения, содержащей несомненный сигнал геотропического раздражения, когда растение смещено с нормального вертикального положения. Необходимо в действительности проникнуть внутрь живого растения и выяснить, является ли слой, содержащий статолиты, наиболее подвергнутым геотропическому раздражению.

Электрический зонд

Мне удалось решить данную проблему при помощи сконструированного электрического зонда. Допустим, что G и G' (рис. 59), представляющие собой продольный разрез полого круглого цилиндра, являются слоями клеток стебля, воспринимающими гравитационный стимул. Электрический зонд состоит из тончайшей платиновой проволоочки, заключенной в стеклянную капиллярную трубку; зонд электрически изолирован, за исключением кончика. Когда зонд, надлежащим образом присоединенный к гальванометру, медленно вонзается в стебель, гальванометр отмечает возбуждение, если оно возникает, каждого слоя клеток, через который он проходит. Когда стебель находится в вертикальном положении, зонд не обнаруживает на своем пути сигналов локального раздражения.

Совсем иначе происходит, когда стебель смещен с вертикального в горизонтальное положение. В этом случае геотропически восприимчивый слой G воспринимает раздражитель и становится центром возбуждения, что видно по отрицательному, электрическому ответу, регистрируемому гальванометром. Возбуждение восприимчивого слоя передается соседним клеткам в радиальных направлениях как внутрь, так и к поверхности от центра возбуждения с силой, убывающей с увеличением расстояния.

Распределение возбуждения, возникшего в этом восприимчивом слое и распространившегося в радиальных направлениях, изображено различной степенью затемнения; наиболее сильное затемнение соответствует самому восприимчивому слою (см. правую часть рис. 59). Если бы возбуждение сопровождалось в растении переходом от света к тени, мы бы видели картину глубокого затемнения, распространяющегося от восприимчивого слоя через различные слои клеток во время смещения органа с вертикального положения в горизонтальное; затемнение исчезало бы при выпрямлении органа.

После локализации восприимчивого слоя электрическим зондом я сделал срез стебля и установил, что клетки этого слоя содержат крупные крахмальные зерна, которые своим весом способны вызывать раздражение. Таким образом, теория статолитов получила самостоятельное подтверждение.

Скольжение частиц при критическом угле наклона

Мне удалось выполнить еще один решающий опыт для проверки правильности теории статолитов. Я постепенно увеличивал наклон стебля к вертикали, пока не получалась внезапная реакция на геотропическое раздражение при критическом угле наклона. Вспомним, что в вертикальном положении частицы располагаются у основания каждой клетки; возбуждение возникает лишь тогда, когда они внезапно перемещаются на одну из стенок клетки. Не будь трения, частицы упали бы сразу в самом начале изменения положения органа, но так как некоторое трение все же есть, внезапное падение частиц происходит лишь при определенном критическом угле наклона.

Поясним это примером. Если поместить зерна песка на плоскую доску и постепенно наклонять последнюю, зерна начнут скользить вниз лишь по достижении критического угла наклона. Если доска шероховата, критический угол будет большим; на гладкой доске угол будет малым. Далее,

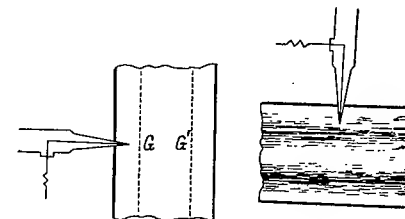


Рис. 59. Локализация геовосприимчивого слоя посредством электрического зонда

Геовосприимчивый слой в не возбужденном вертикальном и возбужденном горизонтальном положениях

под влиянием шлифующего действия песка шероховатая поверхность доски может после многих повторений опыта отполироваться, в результате чего уменьшится критический угол наклона.

Совершенно то же самое происходит в растениях в отношении их критического угла для непосредственного восприятия геотропического раздражения. Эксперименты, выполненные мною с различными растениями, показывают, что этот угол равен 31° ; пока орган не наклонен до угла такой величины, никакого электрического ответа на геотропическое раздражение не происходит. Но когда эксперимент повторяется с тем же образцом, критический угол уменьшается примерно до 25° .

Данные приведенных опытов подкрепляют доказательства в пользу теории статолитов.

Глава XV

ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ПРИРОДЕ

Растение непрерывно приспосабливается посредством соответствующих движений к воздействующим на него различным силам внешней среды. Эти движения весьма медлительны, и их результат становится видным лишь через определенный промежуток времени. Когда мы ходим по саду, нас поражает непрерывное изменение положений, принимаемых различными органами растений. Вот усик коснулся ветки ближнего куста (рис. 60); контакт немедленно воспринят усиком, он охватил опору, обвился вокруг нее и помогает всему материнскому растению подняться кверху, чтобы использовать возможно большее количество света. Или вот горшечное растение под навесом изогнулось и вывернуло свои листья таким образом, чтобы их поверхность была полностью обращена к свету, падающему через отверстие в крыше (рис. 61). В другом же месте растение, наоборот, отвернулось от света, чтобы избежать чрезмерной освещенности. Или же перед нами случайно опрокинутое растение; оказавшийся в горизонтальном положении стебель его изгибается кверху, чтобы вновь расти вертикально.

Эти движения под действием раздражителей внешней среды чрезвычайно сложны. Действующие здесь силы весьма многообразны: изменения температуры, действие механического контакта, силы тяжести, света — видимого и невидимого. Кроме того, один и тот же раздражитель оказывает в одном случае одно действие, а в другом — прямо противоположное. Обобщить эти различные явления казалось невозможным, и это привело к мнению, будто общей физиологической реакции не существует, а индивидуальность каждого растения определяет выбор движения, полезного для растения. Такое теологическое допущение вообще не является объяснением.

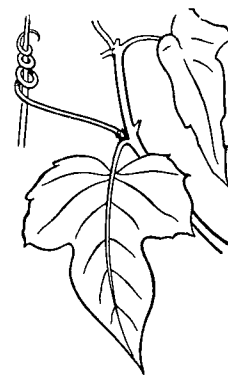


Рис. 60. Скручивание устика

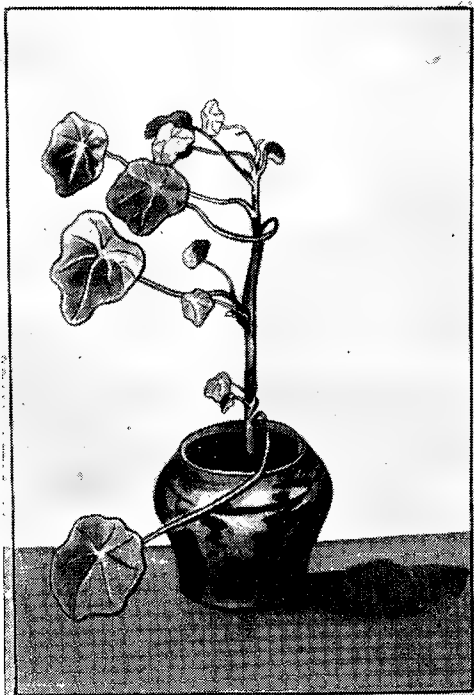


Рис. 61. Листья настурции *Tropaeolum*, обращенные к свету

торов, на которые индивидуальные ответы нам неизвестны. В этой связи должны быть исследованы два вопроса: об ответах на различного рода раздражения и об изгибе, вызываемом односторонним раздражением.

Много путаницы возникло из неопределенности в отношении эффектов различных видов раздражения. Раздражитель механического контакта, например, может вызывать специфическую реакцию, отличную от реакции на свет. Такие специфические реакции приписывались различным раздражениям. В действительности этого различия не существует, ибо результаты, описанные в одной из предыдущих глав, показывают, что все виды непосредственного раздражения известной интенсивности вызывают сокращение — истинное или начальное. Например, такое начальное сокращение в растущем органе проявляется в замедлении темпа роста. Я уже указывал ранее, какие имеются средства для проведения внешнего раздражения к внутренней чувствительной ткани часто с повышенной интенсивностью (см. стр. 252).

Различные формулировки приводились для обозначения движений растений; положительный (позитивный) гелиотропизм, когда орган поворачивается к свету, и отрицательный (негативный) гелиотропизм, когда он отворачивается от света. Точно так же применялись термины положительный и отрицательный геотропизм для обозначения поворотного движения растительных органов к земле или от нее. Эти чисто описательные определения не могут, однако, рассматриваться как предлагающие какое-либо объяснение явлений. «Такое злоупотребление описательными фразами может даже принести вред, — говорит Бейлисс [16] в своей книге по физиологии, — ибо когда какое-либо явление обозначается термином из классического языка вместо английского, это создает мнение, что мы имеем здесь дело с новым знанием».

Можно, пожалуй, найти рациональное объяснение различным движениям растений. Трудность проблемы заключается в комбинированном действии различных фак-

Положительный изгиб

Рассмотрим теперь вопрос о наклоне или изгибе органа, вызываемом односторонним раздражением. Представим себе на конкретном примере, что правая сторона какого-либо стебля подвергнута действию раздражителя, скажем, механического контакта или света. Правая сторона стебля подвергнута *прямо* раздражению, и поэтому здесь произошло локальное сокращение, истинное или начальное. Нормальный темп роста правой стороны сейчас замедлен, и, если левая сторона продолжает расти нормально, стебель искривляется: раздраженная сторона становится вогнутой. Стебель, таким образом, получает наклон в сторону раздражителя, наклон, который часто описывается как *положительный* тропизм. Я сейчас покажу, что здесь есть еще один вспомогательный фактор, который акцентирует изгиб.

В описанном выше случае положительного тропизма мы сосредоточили внимание на правой стороне органа, на которую воздействовали *прямым* раздражением. Что же случилось на левой, дальней стороне, которая непосредственно не раздражалась? Остается ли эта сторона безучастной или ей передается какое-либо не прямое действие? Этот не прямой эффект, если он существует вообще, будет содействовать или препятствовать образованию изгиба вследствие прямого действия раздражителя? До сего времени ничего не было известно об эффекте непрямого раздражения.

Эффект непрямого раздражения

В отношении влияния непрямого раздражения на нормальный рост в длину я показал (см. рис. 52), что в то время как прямое раздражение вызывает уменьшение тургора с уменьшением и торможением роста, не прямое раздражение вызывает диаметрально противоположную реакцию увеличения тургора с расширением и повышением темпа роста. На рис. 62 видно, как прямое раздражение вызывает сокращение и укорочение органа, а не прямое раздражение — его растяжение и удлинение.

Подобное действие можно ожидать, когда раздражается одна сторона органа. Основой всех ответных движений растения является изменение тургора вследствие раздражения. Мне удалось выполнить поразительный эксперимент, показывающий противоположные ответы, вызываемые прямым и непрямым раздражением.

Рассмотрим противоположное действие прямого и непрямого раздражения.

У мимозы уменьшение тургора выражается визуально увяданием листьев, увеличение тургора — их выпрямлением. На рис. 63 схематически изображен стебель мимозы с растущим на нем листом, у основания которого имеется двигательная листовая подушечка. Если раздражитель, скажем сильный свет, направить в правую сторону, то листовая подушечка

подвергается прямому раздражению и лист никнет. Если же затем подействуем на диаметрально противоположную точку другой стороны стебля, увидим выпрямление листа, показывающее увеличение тургора на дальней стороне. Эффекты прямого и непрямого раздражений, таким образом, противоположны.

Итак, одностороннее раздражение светом вызывает сокращение ближней и растяжение дальней стороны. Оба эффекта совместно производят

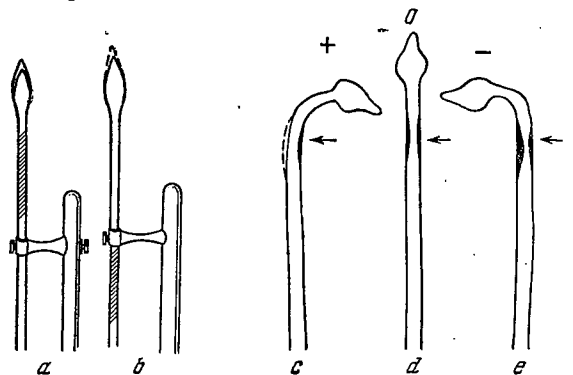


Рис. 62. Действие прямого и непрямого раздражения

a — раздражение, нанесенное непосредственно в зоне роста, вызывает торможение роста или сокращение обозначенное пунктиром. Стимулированная зона заштрихована; *b* — не прямое раздражение на некотором расстоянии от зоны роста вызывает ускорение роста и растяжение; *c* — раздражение, нанесенное с правой стороны органа, вызывает здесь сокращение, приводя, таким образом, к положительному изгибу в сторону раздражителя; *d* — возбуждение, переданное противоположной стороне, приводит к нейтрализации; *e* — возбуждение, вызванное интенсивным раздражением, передается сквозь стебель, превращая, таким образом, положительный изгиб в отрицательный, т. е. в противоположную от раздражителя сторону

ественные и достаточно интенсивные, вызывают только сокращение. Простой закон, что прямое раздражение вызывает сокращение и торможение роста, а не прямое раздражение — растяжение и ускорение роста, объясняет все положительные тропизмы, или движения органа в сторону раздражения.

Когда орган отворачивается от света, говорят об отрицательном гелиотропизме, предполагая, что орган обладает специфической чувствительностью совершенно другого рода, чем положительный гелиотропизм. Но один и тот же орган не может обладать и положительной и отрицательной

положительный изгиб стебля в сторону раздражителя (рис. 62, *c*). Этот нормальный наклон в сторону света описывается как положительный гелиотропизм.

Подобные эффекты вызываются и другими видами раздражений. Так, когда усик растения раздражается на одной стороне механическим контактом, прикоснувшаяся сторона растет медленнее, а противоположная сторона быстрее нормального. Эффекты двух противоположных сторон совместно вызывают, таким образом, движение в сторону раздражителя, т. е. обвивание усика вокруг опоры.

Следовательно, нет надобности предполагать разное восприятие и различные ответы на различные виды раздражения. Все раздражители, непосред-

чувствительностью. Между тем, когда орган оказывается поставленным на длительное время одной стороной к сильному свету, он вначале обращается к свету; затем перевозбужденный орган начинает отворачиваться, как бы во избежание чрезмерного освещения. Таким образом, один и тот же орган сначала положительно гелиотропичен, а затем отрицательно.

Отклонение от раздражителя

Орган отклоняется в сторону источника света известной интенсивности и отклоняется от источника света большей интенсивности. Отклонение вызывается проникновением возбуждения от ближней к дальней стороне органа.

Что касается передачи возбуждения, то обычная растительная ткань не является таким хорошим проводником, как нерв, но различие здесь только порядка степени. Нервная ткань передает возбуждение на расстоянии даже при слабом раздражении, а проведение импульса в обычных тканях происходит с затруднением и только под действием сильного и продолжительного раздражения. Поэтому действие умеренного раздражения остается более или менее локализованным на непосредственно раздраженной стороне стебля. Но возбуждение от чрезмерного и длительного раздражения может преодолеть барьер и перейти через стебель в поперечном направлении.

Действие поперечно переданного возбуждения демонстрируется ответом листа мимозы (см. рис. 63), у которой точка стебля, прямо противоположная реагирующему листу, подвергнута длительному раздражению светом. Первым эффектом был выпрямляющий ответ на прямое раздражение, затем возбуждение передалось через стебель и вызвало внезапное опускание листа.

При изгибе стебля под влиянием одностороннего светового раздражения начальное действие выражается положительным изгибом. Но под действием длительного раздражения поперечно проведенное возбуждение вызывает сокращение дальней стороны, которое влечет за собой нейтрализацию прежнего изгиба (рис. 62, *d*).

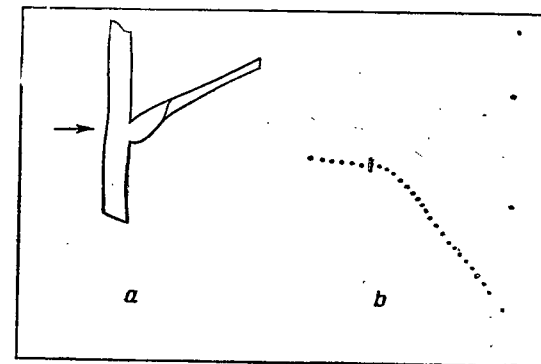


Рис. 63. Действие одностороннего непрямого раздражения на стебель мимозы

a — схематическое изображение опыта; *b* — кривая, показывающая вначале выпрямляющий ответ на не прямое раздражение, а потом опускание листа, вызванное поперечным проведением возбуждения после длительного раздражения

Иногда ближняя сторона устает от перевозбуждения, в то время как дальняя сторона остается бодрой. В таком случае наблюдается не только нейтрализация, но и фактическое отклонение от источника света вследствие более сильного сокращения дальней стороны (рис. 62, е).

В опыте, предпринятом на сеянцах кукурузы (*Zea mais*), растение под действием сильного света с одной стороны вначале перемещалось в сторону источника света. Это движение достигало максимума через 50 мин. Затем растение отворачивалось и возвращалось к исходной точке. Эта нейтрализация заканчивалась в течение последующих 43 мин. Затем реакция растения стала отрицательной.

Движения в жизни растений, следовательно, не подчиняются каким-либо капризам, а являются совершенно определенными физиологическими ответами. Шаткость проблемы, смущавшая нас, объяснялась незнанием многих действующих здесь факторов. Выше было показано, как получаются казалось бы противоположные результаты при одной лишь разнице в интенсивности и длительности раздражителя. В условиях реальной жизни существуют также и многочисленные другие усложняющие факторы. Так, знак ответа может изменяться в зависимости от точки приложения раздражителя, от поперечной проводимости органа, от тонического состояния растения. Различные комбинации этих факторов создают многочисленные изменения ответов, которые на первый взгляд кажутся столь озадачивающими.

В настоящей главе описаны движения растений, вызываемые односторонним раздражением. Но они никоим образом не исчерпывают все явления растительных движений, ибо имеются и такие, которые вызываются не односторонним, а общим воздействием внешней среды. Паразитическим примером этого служит периодическое раскрытие и закрывание цветка водяной лилии, подробно рассматриваемое в следующей главе.

Глава XVI

НОЧНОЙ ДОЗОР НИМФЕИ

Поэты опередили людей науки. Почему водяная лилия бодрствует всю ночь и закрывает свои лепестки на день? Потому, говорят поэты, что водяная лилия влюблена в месяц, и как человеческая душа расцветает вблизи любимого, так и лилия открывает свое сердце от прикосновения лунного луча и бодрствует ночь напролет; напуганная первым прикосновением грубого солнечного луча, она съеживается и закрывает свои лепестки на весь день. Наружные листки у лилии зеленые и в дневное время закрытые цветки еле заметны среди плавающих по воде широких зеленых листьев. Вечером картина меняется как по волшебству, и бесчисленное множество белых цветков мерцает на поверхности темной воды (рис. 64). Это явление, повторяющееся изо дня в день, не только наблюдалось поэтами; они нашли ему объяснение: лилия влюблена в месяц и боится солнца!

Выйди поэт с фонарем в темную ночь, он заметил бы, что лилия раскрывается и при полном отсутствии лунного света! Но нельзя же ожидать от поэта, чтобы он ходил с фонарем и вглядывался в темноту. Необычайная любознательность присуща лишь человеку науки. К тому же лилия не закрывается с восходом солнца; цветок часто сверкает до одиннадцати часов утра¹.

Один французский составитель словаря однажды обратился к зоологу Кювье за консультацией: правильно ли его определение краба как «маленькой красной рыбки, шагающей задом наперед». «Изумительно! — сказал Кювье, — только краб не обязательно маленький, не красный, пока не сварен, не рыба и не умеет шагать задом наперед; за этими исключениями ваше определение превосходно». Примерно то же с описанием поэтом движения лилии; она не раскрывается от лунного света и не закрывается от солнца.

¹ Европейские водяные лилии закрываются на ночь и остаются открытыми в дневное время. Причина этого будет рассмотрена в настоящей главе.

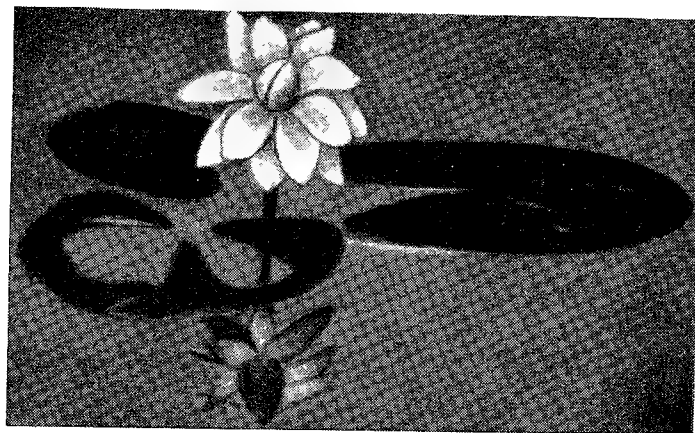
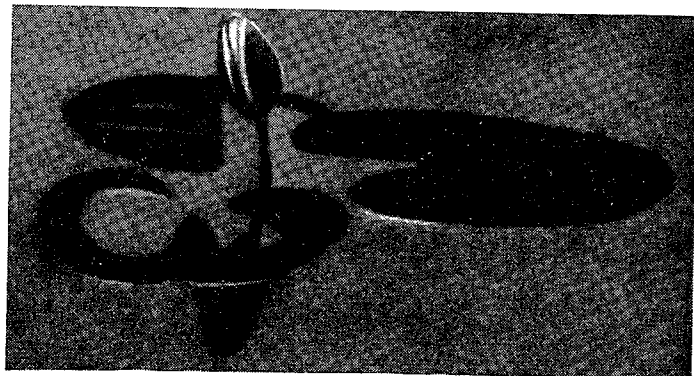


Рис. 64. Нимфея, закрытая и раскрытая

Засыпание и пробуждение водяной лилии отнюдь не является единственным случаем в мире растений. Мое внимание привлекло упоминание о раскрытии цветка в народной песне, начинающейся так:

Окончен день труда, заботы;
Что наша жизнь — лишь миг мечты!
Взгляни ж на поле позолоты:
Там дзинга уж раскрыл цветы.

И я должен засвидетельствовать, что каждый вечер в моем саду в Сижбарии на Ганге происходит чудесное превращение. Садовник посадил там большую гряду дзинги (*Luffa acutangula*). Закрытые в дневное время, эти

цветы весьма невзрачны; наружные их листья серо-зеленого цвета. Выходя на послеобеденную прогулку, я еле узнаю знакомую гряду, а несколько позднее она покрывается массой цветов в их золотом ореоле. Они остаются раскрытыми всю ночь и закрываются рано утром; тогда чудесное, золотом покрытое поле будто внезапно исчезает.

Попытаемся теперь разобраться в явлении раскрытия и закрытия водяной лилии. Многочисленные раздражители внешней среды действуют на растения; один из них — действие света, пример которого мы видим в известном повороте подсолнечника к свету. Установлено, что из всех лучей белого света, эффективных в отношении движений растительных органов, наиболее мощными являются синие и фиолетовые лучи; желтые и красные практически неэффективны [17]. Но лунный свет, помимо того, что он слабый, содержит лишь малое количество эффективных лучей. Следовательно, лунный свет не может служить причиной движения цветочных листьев.

Единственно эффективный свет — солнечный, но раскрытие и закрытие водяной лилии мало связано с восходом или заходом солнца. Раскрытие цветка не может вызываться заходом солнца, ибо цветок раскрыт в утренние часы; не может оно быть обязанным и восходящему солнцу, поскольку к восходу солнца цветы уже бывают раскрыты. Таким образом, причиной ежедневных движений цветка не может быть переменное действие света и темноты.

Сложность проблемы

Растение подвергается не только одной форме раздражения. Как мы установили ранее, явления движений растений оставались непонятными из-за многочисленности вызывающих их факторов. Для лучшего понимания рассмотрим только два фактора, действующих на растение — действие силы тяжести и действие света. Некоторые органы весьма чувствительны к геотропической стимуляции, другие менее чувствительны. Обозначим более сильную реакцию G , а слабую g . В отношении света имеются два различных типа действия: положительный гелиотропизм, когда орган обращается к свету, и отрицательный гелиотропизм, когда орган отворачивается от него. Их действия будут представлены: сильное через $+L$ и $-L$, слабое через $+l$ и $-l$.

Каков же будет эффект, когда горизонтальный стебель подвергается комбинарованным геотропическому и гелиотропическому раздражениям? При геотропической реакции стебель будет изгибаться вверх; если орган положительно гелиотропичен, движение от вертикального освещения также будет направлено вверх. Геотропизм и гелиотропизм будут, таким образом, действовать совместно, и общий эффект будет выражаться $G + L$; но если орган отрицательно гелиотропичен, общий эффект будет $G - L$. Если далее учитывать относительную восприимчивость органа к раздражителям

силы тяжести и света, мы будем иметь следующие возможности комбинации:

$$G + L; G - L; G + l; G - l.$$

$$g + L; g - L; g + l; g - l.$$

Таким образом, комбинацией только двух факторов могут быть обусловлены восемь различных эффектов. Имеются, однако, и другие факторы, — такие, как влияние повышения и понижения температуры. Добавочные условия возникают вследствие неодинаковой восприимчивости обеих сторон органа: у одних верхняя, а у других нижняя сторона более возбудима и, следовательно, реагирует более эффективно. Участвуют, таким образом, по меньшей мере десять факторов, и число возможных комбинаций превышает тысячу.

Неудивительно, что движения растений кажутся такими сложными. Усилия для достижения точного их объяснения долго оставались тщетными потому, что до сих пор не удавалось изолировать и изучить эффект каждого из факторов в отдельности для того, чтобы анализировать их общий результат.

Метод исключения

Я констатировал выше, что число возможных результатов различных комбинаций факторов превысило бы тысячу. Для проверки каждого из них в отдельности не хватило бы и целой жизни. Но путем применения простых предварительных тестов можно исключить неэффективные факторы и таким образом ограничить исследование сравнительно узкими рамками. Рассмотрим теперь факторы, которые могут здесь участвовать: действие силы тяжести и света, а также температурные изменения.

Оказывает ли гравитационный стимул какое-либо заметное влияние на открывание и закрывание цветов? В дневное время лепестки цветка закрываются, причем каждый лепесток оказывается в выпрямленном положении. Если бы цветок был восприимчив к гравитационному раздражителю, то при переворачивании цветка закрытые лепестки в перевернутом положении начинали бы завиваться кверху и кнаружи, раскрывая цветок. Но этого не происходит. Далее посмотрим, может ли изменение интенсивности света вызывать движение лепестков. Дневной свет появляется утром и исчезает вечером. Если бы движение лепестков зависело целиком от света, то имели бы место два противоположных эффекта — утром и вечером соответственно. Но цветок раскрыт и утром, и вечером. К тому же время раскрытия и закрытия цветка не совпадает в точности с суточным циклом света и температуры. Таким образом, движения лепестков водяной лилии по существу не зависят от изменений света.

Суточная запись поведения водяной лилии

Мы видели, что движения лепестков водяной лилии не зависят от действий ни силы тяжести, ни света. От чего же зависят эти движения? Для выяснения этого мы установили непрерывное наблюдение над движениями

лепестков. Они закрываются в дневное время; нам необходимо знать точный момент, когда они начинают движение «пробуждения», время, когда это движение происходит наиболее быстро и когда цветок полностью раскрывается.

После открывания должно наступить время для обратного движения — закрывания лепестков. Когда оно начинается, с какой скоростью происходит и когда цветок полностью закрывает свои лепестки для «сна»?

Единственный переменный элемент, который может, вероятно, влиять на движение лепестков — это суточное изменение температуры. Летом минимум температуры приходится, примерно, на 6 часов утра. После этого температура быстро повышается, достигая максимума около 14 час. 30 мин. Затем температура начинает вновь снижаться до минимума к следующему утру. Время повышения температуры от минимума до максимума занимает 8,5 часов; период снижения температуры составляет 15,5 часов. Темп повышения температуры, таким образом, гораздо более быстрый, чем темп ее снижения. Зимой минимум температуры достигается на полчаса позднее, а максимум на полчаса раньше. Для определения влияния температуры на движение цветка необходимо было получить суточный график

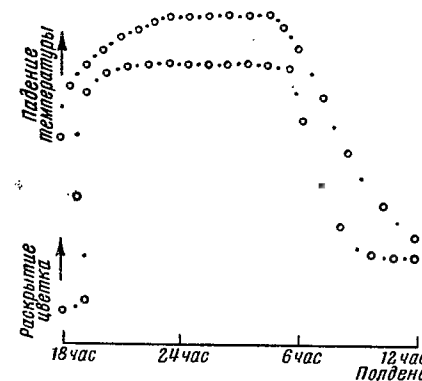


Рис. 65. Суточный график движения лепестка водяной лилии

как поведения лепестков, так и изменения температуры за все 24 часа.

Посредством самопишущего прибора мы получили одновременно две кривые на одной пластинке. На этой диаграмме (рис. 65) верхняя кривая представляет суточные изменения температуры, нижняя — движения лепестка. Соответствующие кружочки на верхней и нижней кривых показывают точный час, когда происходят указанные основные изменения.

На диаграмме видно, как изумительно схожи кривая движений цветка и кривая изменений температуры. Поэтому не может быть сомнения в том, что причиной раскрытия и закрывания цветка является суточное изменение температуры. Цветок находится в состоянии сна в течение дня; быстрое падение температуры начинается в 6 часов вечера, и лепестки начинают раскрываться сначала медленно, затем быстрее. Цветок полностью раскрывается к 22 часам. Хотя температура продолжает падать, но лепестки уже распрямились до максимума и больше им расправляться некуда. Около 6 часов утра температура начинает повышаться, и тогда начинается обратное движение закрывания лепестков. Цветок продолжает закрываться довольно быстро до полного состояния «сна», наступающего около 10 часов утра.

Итак, закрывание цветка вызывается повышением температуры, раскрытие — ее падением. Объясняется движение тем, что молодой цветок находится еще в состоянии роста и повышение температуры ускоряет, а понижение тормозит его рост. Кроме того, стороны лепестка лилии обладают различной восприимчивостью; мы установили, что верхняя и нижняя стороны листовой подушечки мимозы неодинаково восприимчивы, и это относится

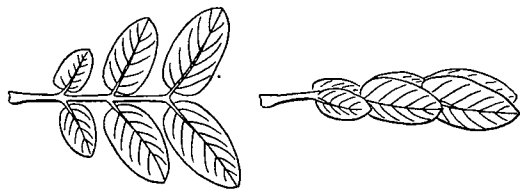


Рис. 66. Лист кассии в раскрытом и закрытом положениях

также и к лилии. У индийской водяной лилии более восприимчива наружная сторона. Поэтому в период повышения температуры наружная сторона растет быстрее внутренней и это является причиной закрывания цветка. В период снижения температуры происходит обратное движение, поскольку замедление роста осуществляется отчетливее на более восприимчивой наружной стороне.

У европейской лилии относительно более восприимчива внутренняя сторона. Они раскрываются днем и закрываются ночью. Их нельзя, значит, обвинять в поклонении луне. У них здоровая привычка нормального человека спать ночью и бодрствовать днем. Другие превращают ночь в день, бодрствуют ночь напролет, отсыпаясь днем!

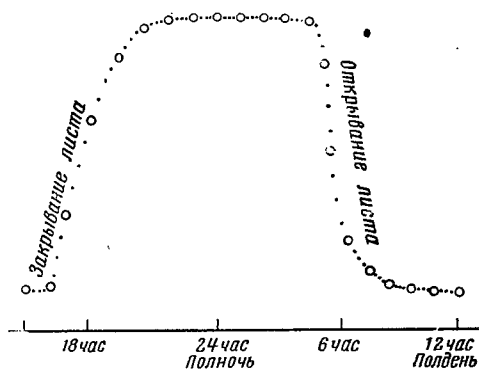


Рис. 67. Суточный график движения листа кассии

но ранним утром они начинают открываться и остаются широко раскрытыми весь день (рис. 66). Листочки настолько чувствительны, что при прохождении облака они начинают закрываться.

Чтобы показать как суточные движения раскрывания и закрывания этого растения целиком вызываются чередованием света и темноты, мы сняли соответствующий непрерывный график за время с 16 часов до полудня следующего дня. Первая отметка была нанесена в 16 часов, последующие кружочки обозначали интервалы в один час, а малые точки — промежутки в 15 мин. Следует заметить, что закрывание листочков началось в 17 часов, когда свет стал убывать. Листочки полностью закрылись в 21 час и оставались закрытыми до 5 часов утра следующего дня. После этого они вновь начали раскрываться, полностью раскрылись к 9 часам утра и оставались так до вечера (рис. 67). Затем цикл повторился. Тот факт, что эти движения зависят целиком от действия изменения освещенности, а не от температурных изменений, можно легко доказать, если укутать растение среди дня черным покрывалом. Температура остается неизменной, но вследствие искусственного затемнения листочки быстро закрываются.

Движение кассии под влиянием изменения освещенности

Примером органа, особенно восприимчивого к свету, мы можем назвать листок индийского растения *Cassia alata*. Эти листочки пребывают плотно закрытыми в течение ночного времени,

Глава XVII

ПОДЪЕМ СОКОВ

Растение поглощает из почвы воду, содержащую растворенные питательные вещества. Распределение поглощаемой жидкости, т. е. подъем соков, дает растению возможность поддерживать клетки в тургорном напряжении, без которого приостанавливается рост и различные движения растения. Но как поднимаются соки до вершины дерева?

Этот вопрос ставил в тупик научных исследователей в течение более двухсот лет. Доказывалось, с одной стороны, что подъем соков вызывается целиком действием физических сил, и с другой стороны, утверждалось, что он является следствием действия некой активности живых тканей. По причинам, которые будут объяснены ниже, общее мнение на стороне физической теории, однако мы увидим, что и эта точка зрения совершенно несостоятельна.

Возьмем для примера высокое дерево с множеством листьев. Какие физические силы могут участвовать в подъеме соков от корней до листьев? Непрерывно происходит транспирация, т. е. испарение листьями водяных паров и образование частичного вакуума в древесных сосудах, пронизывающих дерево сверху донизу. Атмосферное давление должно, следовательно, проталкивать воду вверх по дереву. Но наибольшая высота, на которую может таким путем подниматься вода, не превышает 31 фута^[12]. Пальмы, однако, часто достигают высоты более 100 футов; но пальма — пигмей по сравнению с некоторыми гигантами вроде *Eucalyptus amygdalina*, достигающего 450 футов в высоту. Следовательно, теория, основанная на атмосферном давлении, не более состоятельна, чем теория капиллярности.

Для объяснения данного явления была привлечена теория осмотического действия. Когда полупроницаемый мешок, содержащий крепкий сахарный раствор, погружается в воду, в мешок извне поступает вода. Растительные клетки подобны многочисленным мешкам, содержащим крепкие растворы, и поэтому они должны принимать поступающую к ним воду. Таким способом корневые клетки поглощают воду из почвы и последовательно передают ее до самого верха.

Но этот осмотический процесс чрезвычайно медлителен. Посмотрим, что бы это означало для листьев на вершине эвкалипта, находящихся на грани гибели из-за страшной засухи. Можно ясно представить себе, с каким нетерпением томимые жаждой листья ждали бы поступления к ним соков после того, как дождь оросил корни дерева. Если бы продвижение воды зависело только от осмотического действия, их перспектива была бы далеко не радостной, ибо кратчайший срок, в течение которого вода могла бы достичь вершины осмотическим путем, оказался бы больше года. Один из защитников физической теории, известный ученый в области физиологии растений Страсбургер, вынужден был заявить, что «осмотические силы действуют слишком медленно, чтобы они могли иметь какое-либо существенное значение, и к тому же нет твердого распределения осмотических веществ, которое могло являться причиной такого тока»¹.

Должен, следовательно, действовать какой-то иной фактор, вызывающий более быстрый подъем соков.

Подтягивание и подталкивание концевыми органами

Существует также теория о том, что подъем соков вызывается подтягиванием сверху и подталкиванием снизу, осуществляемыми концевыми органами — листьями и корнями. Эта теория лишь частично физическая, ибо подтягивание и подталкивание зависят соответственно от жизненной активности листьев и корней. Предполагается, что удаление воды из листьев путем транспирации осуществляет тягу вдоль колонн воды в древесных сосудах. Но водяные колонны в сосудах не цельные, они прерываются пузырьками воздуха. Поэтому явно невозможно применять водяные веревки для тяги. Это относительно подтягивания сверху. Подталкивание снизу, как утверждают, производится давлением корней. Но у пальмы нельзя обнаружить давления корней, а соки в ней восходят до высоты, превышающей 100 футов^[12]. К тому же во время активной транспирации, когда дерево больше всего нуждается в соках, давление корней вместо того, чтобы быть положительным, фактически отрицательно. Что ни листья, ни корни не являются обязательно необходимыми для восхождения соков, будет доказано ниже, когда увидим, что движение соков продолжается и после полного удаления корней и листьев.

Движение соков вследствие жизненной активности

Поскольку различные физические теории оказываются неудовлетворительными, возникает вопрос: не может ли активность живых клеток обуславливать подъем соков? Этой физиологической теории в свое время был нанесен удар неубедительными опытами Страсбургера, из которых он сделал вывод

¹ Strasburger. Text—Book of Botany. English Translation, p. 187.



Рис. 68. Полное выпрямление срезанного побега *Chrysanthemum* с поникшими листьями после помещения его в воду
Фотографии, показывающие растение до (справа) и после (слева) орошения

о том, что применение яда, который обязательно должен погубить все живые ткани, не отражается на восхождении соков. Но результаты моих экспериментов, которые будут описаны ниже, приводят к выводам, диаметрально противоположным выводам Страсбургера.

Нижеследующие эксперименты с действием раздражителей и ядов убедительно доказывают, что восхождение соков осуществляется в основном активным действием живых клеток. Срезанный стебель *Chrysanthemum coronarium* подвергается высуханию; стебель увядает, листья становятся дряблыми и сморщиваются, — растение кажется уже мертвым. Но орошение водой, содержащей следы раздражителя, производит чудодейственное превращение: снова наблюдается активное восхождение соков, восстанавливающее прежний тургор. Поникший стебель выпрямляется, листья расправляются во всю прежнюю ширь, как это видно на рис. 68; полное восстановление происходит в короткий срок — 15 мин. Резкий контраст получается в параллельном эксперименте, когда поникший стебель орошается раство-

ром формальдегида: растение никогда не оправляется, а полностью погибает, превращаясь в бесформенную массу умирающей ткани (рис. 69).

В следующем опыте я ввел некоторые изменения; исследуемый объект был тоже иным. Прямой стебель *Centaurea* помещался в сосуд *P* с цианистым калием, а поникший стебель того же растения помещался в сосуд *S*, содержащий стимулирующее вещество. Противоположные результаты действия ядовитого и стимулирующего растворов наглядно видны на фотоснимках (рис. 70). Прямой стебель под влиянием яда приходит в состояние полного увядания, а поникший стебель под действием раздражителя восстанавливается.

Приведенные данные служат достаточным доказательством того, что причиной продвижения соков в основном является активность живых тканей. Но неопределенное указание на жизненную активность еще не является полным объяснением явления. Необходимо далее установить характер активности, чем эта активность вызывается и какими средствами поддерживается определенно направленный транспорт соков.

Для внесения полной ясности в данный вопрос мне пришлось придумать специальные экспериментальные методы и сконструировать различные приборы. Полученные результаты приводят к выводу, что обращение соков в растениях осуществляется механизмом, сходным в основном с механизмом кровообращения у животных.

Кровообращение у животного

Ток крови у высших животных поддерживается автоматическими и непрерывными пульсациями, которые осуществляются сокращающимся и расширяющимся органом, называемым сердцем. Мы должны, однако, принять обобщенную схему сердца и его механизма, ибо не имело бы смысла искать в растении столь сложный и централизованный орган, как сердце человека. Аналогию с растением следует скорее искать у низших животных, сердце которых, как, например, у ланцетника *Amphioxus*, представляет собою продолговатый трубчатый орган и питательная жидкость проталкивается вперед волнами перистальтики. У зародышей даже высших животных сердце имеет вид продолговатой трубки. Основная характеристика сердечной ткани животного — ее ритмическая пульсация, частота которой соответственно меняется под влиянием определенных условий.

Так, под влиянием определенных раздражителей сердце бьется сильнее, пропускает кровь с большей скоростью, обеспечивая более быстрый ток; тормозящее средство вызывает прямо противоположную реакцию.

Для возникновения пульсации сердца требуется определенный уровень внутреннего давления; так, например, если подвергнуть неподвижное сердце улитки повышенному внутрисердечному давлению, оно начинает пульсировать.

Активность сердца увеличивается в определенных пределах под воздействием повышения температуры и снижается при охлаждении.

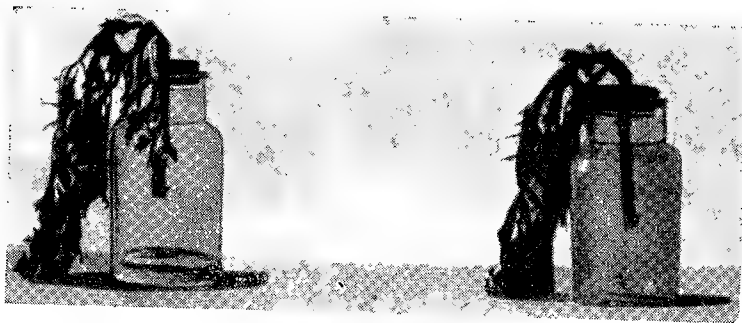


Рис. 69. Фотографии поникшего побега *Chrysanthemum*, помещенного в раствор формальдегида, вызвавшего еще большее опускание, вместо полного выпрямления под влиянием воды, как видно на рис. 68

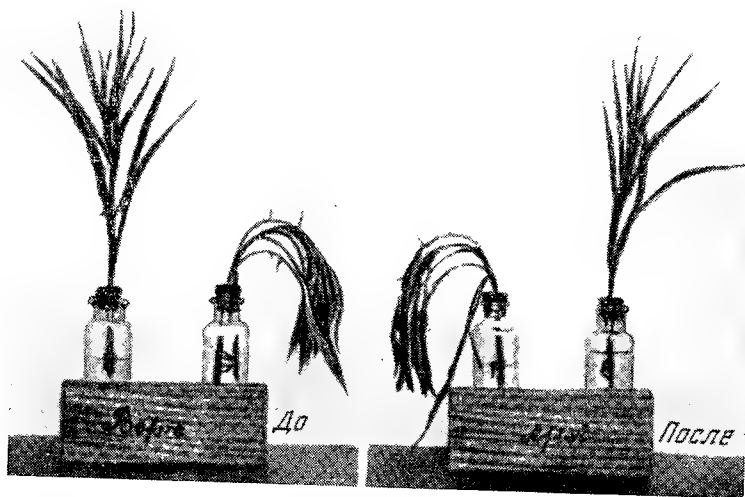


Рис. 70. Прямой стебель, помещенный в ядовитый, и поникший стебель, помещенный в стимулирующий раствор (слева)
Под влиянием яда прямой стебель никнет и увядает, в то время как поникший стебель выпрямляется (справа)

Малая доза наркотика, например эфира, ускоряет деятельность сердца. Сильный наркотик, хлороформ, немедленно вызывает угнетение, а при длительном действии приводит к остановке сердца.

Ниже будет показано, что любой фактор, который увеличивает активность сердца и повышает поэтому скорость тока крови, повышает и скорость восхождения соков у растения; и наоборот, тормозящие факторы замедляют или приостанавливают как ток крови, так и восхождение соков. Затруднение, которое нужно было преодолеть при решении данной проблемы, заключалось в отсутствии до сих пор пригодного метода для обнаружения и измерения нормальной скорости восхождения соков и вызываемых им изменений.

Лист как индикатор тока соков

Мне удалось преодолеть указанное затруднение путем использования листа в качестве индикатора движения соков. У растущего в горшке растения высыхание рано или поздно приводит к увяданию листьев, хотя после орошения они выпрямляются вновь. Более того, любой фактор, который повышает активность продвижения соков, также вызывает быстрое выпрямление листьев; но снижение продвигающей активности под воздействием какого-либо угнетающего фактора приводит к увяданию листьев. Эти движения, однако, слишком слабы, чтобы их можно было легко проследить; они становятся заметными лишь при сильном увеличении, например, при помощи прибора, который описывается ниже.

Электрический фитограф

Это весьма чувствительный прибор для обнаружения изменений в скорости восхождений соков. Лист прикрепляется тонкой шелковой ниточкой к регистрирующему рычагу, который увеличивает движение листа от 2 до 10 сек. (рис. 71). Результат, полученный с листом срезанного побега, практически такой же, как от целого растения с корнями; со срезанным побегом просто легче манипулировать.

Две небольшие пробирки с различными растворами укрепляются на вращающемся стержне, который может подниматься и опускаться ручкой. Этим приемом можно быстро действовать на отрезанный конец побега, меняя стимулирующее или угнетающее вещество или же теплую или холодную воду.

Чтобы доказать сходность действия пульсирующего механизма у растения и у животного, приведу ниже подробное описание противоположных эффектов, вызываемых угнетающим и стимулирующим факторами. Лист находился в сбалансированном горизонтальном положении. Применение бромистого калия производило такое сильное угнетение, что лист быстро падал. Применение небольшой дозы раздражителя — камфоры — влекло за собой приостановку опускания и последующее выпрямление листа (рис. 72).

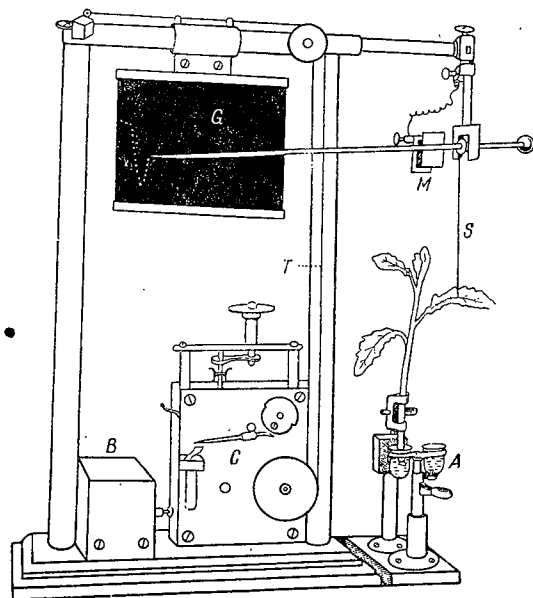


Рис. 71. Электрический фитограф

Отсюда можно сделать вывод, что приток сока к листу уменьшился в одном случае и увеличился в другом и что реактивы, должно быть, воздействовали на живые клетки, которые поддерживали снабжение растения соками.

Действие засухи проявляется увяданием листа. Это, возможно, связано с продвижением соков и с уменьшением гидростатического давления в пульсирующих клетках.

Последовательные депрессия и ускорение восхождения соков в результате попеременного применения холодной и теплой воды ясно видны из кривой на рис. 73.

Разбавленный эфир вызывает увеличение скорости восхождения соков и быстрое выпрямление листа. Стимуляция и за ней угнетение под действием хлороформа выражаются сначала выпрямлением листа, а затем его быстрым опусканием.

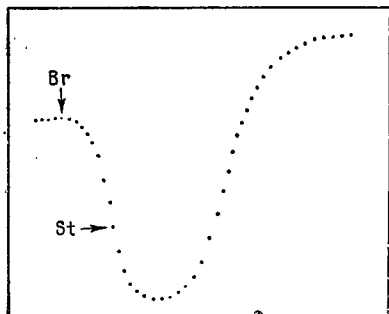


Рис. 72. Попеременная задержка и усиление подъема пасоки под действием угнетающих и стимулирующих химических средств

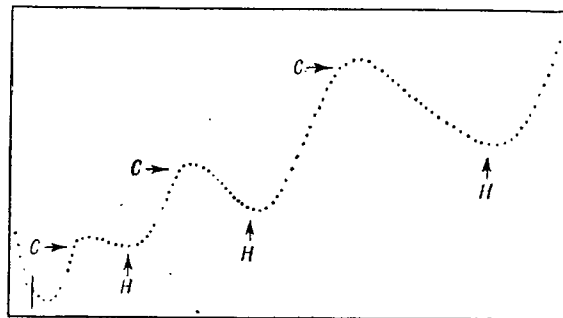


Рис. 73. Действие чередующегося наложения холода *C*, приводящего к угнетению (кривая, идущая вниз), и тепла *H*, приводящего к активации (кривая, идущая вверх)

Суммируем кратко некоторые важнейшие факты, приведенные в этой главе. Приостановка и полное прекращение восхождения соков у отравленного ядом растения показывают, что восхождение соков осуществляется активностью живых клеток. Попеременные остановка и возобновление восхождения соков под влиянием холода и тепла, как и характерные повышение или снижение скорости восхождения под действием угнетающих и стимулирующих средств, применяемых на сердце, показывают далее, что механизм проталкивания соков в растениях существенно похож на механизм кровообращения у животных. Эти характерные реакции никоим образом не могут основываться только на физическом механизме.

Глава XVIII

ПУЛЬСИРУЮЩАЯ ТКАНЬ

Опыты, описанные в предыдущей главе, доказывают, что у растения есть где-то внутри активная ткань, сокращение которой способствует продвижению соков, подобно тому как пульсация сердца поддерживает циркуляцию крови у животных. Следовательно, у растения должно быть что-то наподобие примитивного «сердца», правда, не столь централизованное и высоко организованное, как у высших животных. У низших животных, как и у эмбрионов высших, сердце представляет собой продолговатый орган, содержащий питательную жидкость, продвигаемую вперед перистальтическими сокращениями. Я считаю, что продвижение соков растения происходит в результате такой же перистальтики. Поскольку пульсирующий механизм у растений не так дифференцирован, как у высших животных, его можно уподобить продолговатому «сердцу», используя этот термин в широком смысле слова.

Поиски «сердца» у растения

Где же у растений «сердце»? Можно ли точно определить место расположения активных клеток внутри дерева и заставить их в момент проталкивания сока вверх? Нам удалось добраться до мельчайшей единицы жизни, индивидуальной клетки, так сказать «атома жизни», и записать ее пульсацию. Пульсирующее движение клетки ультрамикроскопическое, и обнаружить его можно лишь за пределами способности микроскопа. Эта проблема, однако, может быть решена при помощи электрического зонда, ранее использованного для обнаружения восприимчивого к гравитационному раздражителю слоя.

Локализация «сердца» была установлена с помощью электрического зонда и чувствительного гальванометра. Когда электрический контакт отведен от покоящейся мышцы, стрелка гальванометра остается неподвижной. Но если контакт отведен от работающего «сердца», то возникает электрическая пульсация, соответствующая механическому биению «сердца». В поисках «сердца» постепенно я вводил зонд в орган; как только он прикоснулся

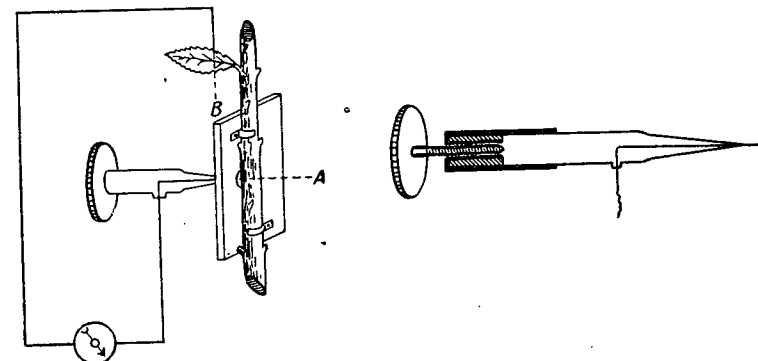


Рис. 74. Электрический зонд для обнаружения локализации пульсирующего слоя

Конiec зонда входит в стебель А, второй электрический контакт подводится к листу. На рисунке справа изображен микрометр для постепенного введения зонда в ткани растения

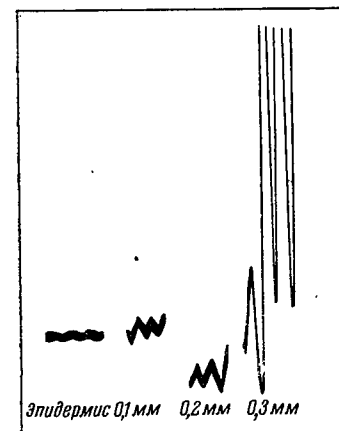


Рис. 75. Запись амплитуды электрической пульсации различных слоев

На расстоянии 0,3 мм от поверхности внезапно увеличивается пульсация. Это слой внутренней коры. Часть записи оказалась за пределами пластинки

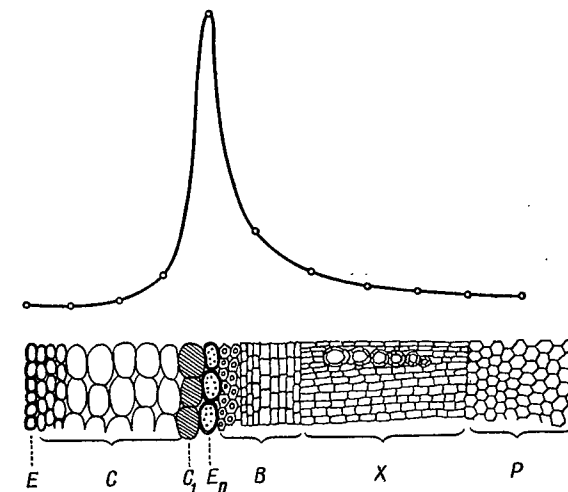


Рис. 76. Сечение черешка капусты *Brassica* и кривая пульсирующей активности различных тканей

Е — эпидермис; С — кора; C_1 — активный слой внутренней коры; E_n — эндодермис; В — флоэма; Х — ксилема; Р — сердцевина. В слое C_1 — быстрое нарастание активности

к пульсирующей ткани, появлялись электрические сигналы, автоматически регистрируемые гальванометром.

Опыт выполнялся следующим образом. Электрический контакт отводился от спокойной ткани, например эпидермиса листа; другим контактом являлся зонд (рис. 74), который постепенно вводился поперечно в стебель ступеньками по 0,1 мм. Никакой пульсации не могло быть обнаружено в эпидермисе; слабая пульсация улавливалась, когда зонд вводился на 0,1 мм; тот же результат был на глубине 0,2 мм. Но когда зонд достиг глубины в 0,3 мм, пульсация внезапно увеличилась, причем настолько, что часть записи даже выскочила за пределы пластинки (рис. 75); очевидно зонд попал прямо на пульсирующие клетки. При продвижении зонда вглубь пульсирующая активность быстро исчезла. Когда был сделан поперечный срез стебля по линии введения зонда, оказалось, что максимальная активность отмечалась при контакте зонда с внутренним слоем коры, граничащим с молодой сосудистой тканью. Контакт зонда с древесиной не вызвал никакой пульсации, и это доказывает, что безжизненная древесина не принимает никакого активного участия в продвижении соков. На рис. 76 изображено расположение различных слоев ткани черешка листа *Brassica*, обладающих соответствующей пульсирующей активностью. Как видно из кривой, наибольшая активность

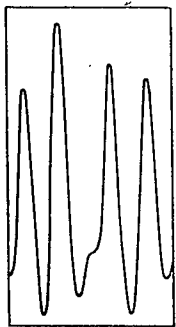


Рис. 77. Запись пульсации мангового дерева

присуща внутренней коре (слой C_1).

По отклонению направо и налево отраженного зайчика света от гальванометра обнаруживается невидимая пульсация активных клеток растения. Запись электрической пульсации активного слоя мангового дерева приведена на рис. 77.

Определение активности «сердца»

Как можно доказать, что эта электрическая пульсация действительно отражает у растений биение, подобное биению сердца? Есть несколько методов определения специфической активности сердца, из которых достаточно привести такие: 1) сердцебиение прекращается, если внутрисердечное давление крови падает; пульсация возобновляется с увеличением давления; 2) биение сердца останавливается, когда оно находится в состоянии угнетения или торможения; раздражение в этом случае восстанавливает пульсацию; 3) наркотики, например хлороформ, сначала раздражают сердце, а затем после длительной наркотизации останавливают его, вызывая тем самым смерть животного. Ниже я покажу, что пульсирующие реакции у растений в точности соответствуют таковым у животных.

Действие снижения или повышения внутреннего давления

Давление соков растения сильно снижается во время засухи, в соответствии с этим пульсация активного слоя прекращается. Увеличение давления сока после орошения восстанавливает пульсацию. Мы воспроизвели

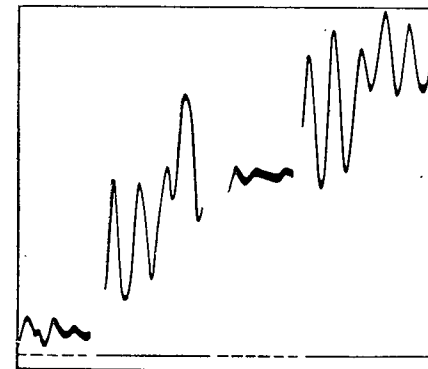


Рис. 78. Запись электрической пульсации при засухе и увлажнении

Внизу: пунктирная линия — засуха; непрерывная линия — орошение

в опыте влияние чередующейся смены засухи и орошения на электрическую пульсацию активного слоя. На рис. 78 показано, как пульсация угнетается при недостатке воды и возобновляется после снабжения водой.

Эффект субтонического состояния

Если растение выдерживается в темноте более суток, то оно становится таким субтоническим, что теряет способность поддерживать подъем соков. Раздражение светом или электрическим током, как известно, восстанавливает активность подъема. Что является основной причиной такого рода изменений? Объяснение содержится в записях электрической пульсации. Они показывают: когда пульсация практически прекращается под влиянием длительного затемнения, электрическое или световое раздражение возобновляет ее, а затем она снова исчезает после прекращения раздражения (рис. 79).

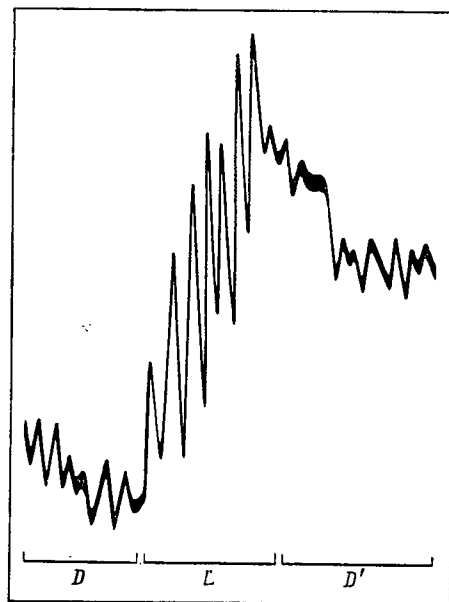


Рис. 79. Действие света на усиление электрической пульсации у субтонического растения

D — слабая пульсация в темноте; *L* — усиленная пульсация при освещении; *D'* — угнетение пульсации при возобновлении темноты

Действие наркотиков

Хлороформ в первой стадии своего действия, как уже указывалось, усиливает активность сердца, а затем при длительном действии угнетает и останавливает его. Я нашел, что скорость подъема соков под влиянием хлороформа также вначале увеличивается, затем угнетается и прекращается вовсе.

Запись электрической пульсации активного слоя, ответственного за подъем соков, под действием хлороформа показывает аналогичные реакции. Первоначальное увеличение сменяется угнетением и остановкой пульсации (рис. 80).

Описанные результаты — решающее доказательство того, что восхождение соков производится пульсирующей активностью клеток сокращающегося слоя, который расположен во внутренней части коры, окружающей сосудистый цилиндр. В связи с этим возникает мысль, что в исключительных условиях все живые клетки способны к ритмической активности; одна-

ко одни слои клеток по своей природе являются более активными, чем другие, и именно их пульсирующая активность во внутренней коре обеспечивает нормальное восхождение соков.

У двудольных растений пульсирующая ткань представляет собой цилиндрическую трубку, которая тянется по всей длине стебля. Этот цилиндр плотно облегает молодую сосудистую ткань. Функция цилиндра, как уже

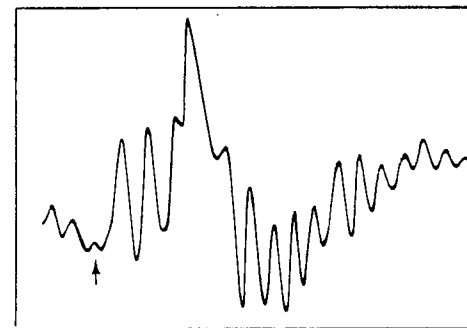


Рис. 80. Влияние хлороформа на пульсацию

Сначала пульсация усиливается, при длительном воздействии хлороформа пульсация останавливается

объяснялось, похожа на функцию продолговатого сердца низших животных, осуществляющего циркуляцию крови волнами перистальтических движений. Продвижение сока в растениях, в сущности, простейший процесс перистальтики, где волна сокращения выталкивает сок вперед. Непрерывный ряд таких перистальтических волн поддерживает непрерывающийся подъем сока.

Обычные и обратные волны перистальтики

Теперь можно задать вопрос: а почему волна перистальтики всегда проталкивает сок вверх? Возможно ли такое обратное направление волны, которое вызвало бы течение сока вниз? Какие условия определяют направление тока?

Общий закон, установленный мною в отношении направления движения соков, гласит: ток течет от более активного участка к менее активному. Очевидно, если пульсирующая активность на обоих концах органа будет одинаковой, они будут находиться в равновесии относительно друг друга и поэтому не может быть никакого направленного движения сока. Различная активность на двух концах органа может быть вызвана, во-первых, различным

тургором и, во-вторых, различным раздражением. Мне кажется, можно не объяснять, что подразумевается под различным тургором и различным раздражением.

После орошения нижняя часть дерева разбухает и делается напряженной благодаря всасыванию воды, тогда как в верхней части из-за быстрой транспирации с поверхности листьев дерево испытывает жажду. Ритмическая активность пульсирующих клеток, как было показано, растет с увеличением тургора и падает при недостатке воды. Поэтому продвижение сока идет от более тургорного и активного участка к менее тургорному, неактивному. Таким образом, движение сока определяется «тургорным градиентом» и выравнивает величину тургора в различных частях растения.

Теперь я покажу, как можно изменить обычно направленное вверх течение сока и заставить его двигаться вниз простым изменением тургорного градиента. Итак, когда комнатному растению не хватает воды, его стебель сгибается от жажды и увядающие листья никнут. Пульсация у растения прекращается. Если стакан с водой поместить около верхней части увядающего стебля и опустить верхушку стебля в воду, то в результате всасывания воды она становится более тургорной, чем остальные части растения. Пульсирующая активность восстанавливается в верхней части, тургорный градиент становится противоположным, и сок движется вниз, т. е. в обратном направлении по отношению к обычному восхождению. Это противоположное течение обнаруживается по последовательному оживлению поникших листьев сверху вниз. Я измерил скорость нормального восхождения и обратного непривычного направления движения сока. В кровообращении обычное направление тока крови обеспечивается наличием клапанов, не позволяющих крови двигаться назад. Нечто подобное осуществляют клеточные перегородки в растениях для поддержания обычного движения сока вверх.

В нормальных условиях клетки корней постоянно раздражаются трением о почву и это, вероятно, является первоначальной причиной возникновения перистальтических волн. Увеличение тургорного давления в нижней части растения при орошении тоже направляет движение соков вверх, от более активных участков к менее активным.

Функция древесины

У травянистых растений расстояние от листьев до почвенной воды не очень велико, но у высоких растений возникает необходимость в близком источнике снабжения — так называемом «почвенном продолжении» в виде водопроводящих трубок. Этими водопроводящими трубками являются молодые сосуды древесины (заболонь), которые служат для механической передачи воды во время увеличения активной транспирации листьев. Когда транспирация ничтожна, нормальное восхождение вдоль коры снабжает каждую часть дерева водой, в листьях поднимается тургорное давление и

заболонь наполняется водой. Однако во время интенсивной транспирации физиологическая пульсация недостаточна по сравнению с потребностью и вода подается из резервуаров древесины. Следовательно, действуют два фактора — физиологическая пульсация, производимая активными клетками вдоль всей коры, и физическая передача воды вдоль древесины, или ксилемы.

Теперь можно оценить важность процессов, связанных с восхождением соков. Всасывающие воду клетки корней постоянно раздражаются трением о почву, производят поднимающиеся пульсирующие волны перистальтики вдоль активного пульсирующего слоя внутренней части коры. Направление движения сока обуславливается различием тургорного давления — от более высокого тургора в нижней части растения к верхней постоянно жаждущей воды из-за транспирации листьев. Ритмические сокращения активных клеток проталкивают сок не только вверх, но и к молодой ксилеме, которая выполняет функцию резервуара влаги, отдающего воду при усилении транспирации.

Глава XIX

ПЛАКУЧЕЕ ДЕРЕВО МАНГО

С тех пор как выводы из моих опытов легли в основу объяснения религиозных проявлений знаменитой богомольной пальмы из Фаридпура, меня стали затруднять многочисленными просьбами разъяснить явления, которые на первый взгляд казались сверхъестественными. В данном случае к непонятным явлениям был отнесен периодический «плач» мангового дерева в окрестностях Калькутты.

Высота взрослого дерева достигает 40 футов. Окружность ствола составляет 38 дюймов, а раскидистые ветви с бесчисленными листьями занимают около 100 квадратных ярдов^[18] (рис. 81). Так называемый «плач» начинается каждый день без каких-либо видимых причин ровно в 13 часов с самой верхушки дерева. Сперва каплевыделение обильно; одна капля в 2 сек. Скорость постепенно падает, и к 14 часам интервал между каплями увеличивается до 5 сек., к 15 — до 8 сек., к 16 — до 15, к 17 часам до 150 сек., после чего плач прекращается совсем. Однако явление повторяется каждый день в 13 часов в том же самом ритме. Мистические явления считаются предзнаменованием беды и поэтому вызвали сильную тревогу у жителей этих мест. Они просили меня объяснить, почему дерево плачет, и если можно, то исцелить его от страданий.

Прежде всего казалось вероятным, что давление сока внутри дерева внезапно увеличивается к 13 часам и сок пробивает себе путь через какие-то поры на вершине дерева.

Ежечасные изменения давления сока

Когда внутреннее давление сока в стволе очень велико, он выделяется через поры. Но внутреннее давление может быть меньше, чем наружное атмосферное. Тогда вода не выделяется, а наоборот, активно всасывается через поры. Изменения внутреннего давления сока, будь то увеличение или уменьшение, можно зарегистрировать с помощью самопишущего измерителя давления, прикрепив его к стволу дерева.

Давление в любое время суток зависит от поступления или потери воды. Вода поступает из почвы и поднимается по стволу, как описано выше, при



Рис. 81. Фотография мангового дерева

Выделение соки идет через отверстие, отмеченное стрелкой. Регистратор давления прикреплен на дереве

помощи пульсирующего механизма. Активность продвижения в определенных пределах увеличивается с подъемом температуры. Момент наивысшей суточной температуры и назван тепловым полднем, а момент установления самой низкой — тепловым рассветом. Максимальная температура при обычных условиях устанавливается в Бенгалии около 14 часов, минимальная в 6 часов утра.

Изменения давления у деревьев без листьев

Многие деревья сбрасывают свои листья на зимний период. Зимой нет потери воды за счет транспирации листьями и изменение давления сока определяется только скоростью всасывания при изменяющейся температуре.

Максимальное давление наблюдается при тепловом полдне, т. е. в 14 часов, минимальное — при тепловом рассвете в 6 часов утра. В полдень сок интенсивно испаряется через поры в стволе дерева.

Изменение давления у деревьев с листьями

Сложные условия создаются в дереве с большим количеством транспирирующих листьев. Действительно, в тепловой полдень вода всасывается из почвы наиболее интенсивно, но и потеря воды вследствие транспирации

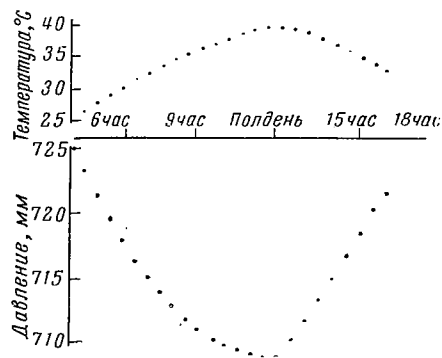


Рис. 82. Суточная кривая изменения давления в дождевом дереве (*Pithecolobium*)

Верхняя кривая показывает изменение температуры, нижняя — изменение давления. Наименьшее давление в 14 часов, в тепловой полдень

в это время тоже велика и фактически даже превышает поступление. Поэтому суточные колебания давления у деревьев, несущих листья, противоположны колебаниям у безлистных деревьев, а именно: максимальное давление сока у растения с листьями приходится на время теплового рассвета, а минимальное — на тепловой полдень.

На рис. 82 верхняя кривая показывает изменение температуры в период с 6 утра до 18 часов. Нижняя кривая изображает изменение давления сока в листовом дереве *Pithecolobium*. Наименьшее давление, как видно, приходится на 14 часов. Кривая давления является как бы обратным отражением температурной кривой. Самая высокая температура соответствует самому низкому давлению. Следовательно, в полдень вода не выделяется через поры в стволе, а, наоборот, всасывается через них внутрь.

Выделение жидкости из мангового дерева

Поскольку манговое дерево покрыто многочисленными транспирирующими листочками, его внутреннее давление в полдень должно быть минимальным. Тем не менее «плач» дерева, выделение сока, показывает, что в это время у манго достигается максимальное давление. При внимательном изучении можно обнаружить на самой верхушке дерева в коре маленькое отверстие. Оно обычно закрыто слизистой пробкой, которая выталкивается сильным внутренним давлением сока в 13 часов. Максимальное выделение сока в полдень казалось ненормальным, учитывая, что обычно у деревьев с листьями давление сока в это время находится на самом низком уровне.

Это заставило меня внимательнее исследовать изменение давления у мангового дерева. Было сделано отверстие для прикрепления регистрирующего манометра в точке ствола, диаметрально противоположной поре со слизистой пробкой. Как и ожидалось, давление в полдень было самым низким; и более того, через просверленное отверстие не было ни малейшего выделения сока. Чем же отличается противоположная зона ствола, активно выделяющая жидкость через естественную пору, и почему ни капли сока не выделяется через искусственное отверстие на другой стороне ствола?

Продолжая исследование, я удалил осторожно кору и ткани вокруг поры и обнаружил большую удлиненную полость неправильной формы, образованную в результате разложения осевшей молодой древесины (заболони). Наружная стенка полости состоит из неповрежденной флоэмы и коры. Внутренняя стенка сформирована из сердцевины твердой древесины, не проводящей сок (рис. 83). Абсолютное отсутствие какого-либо выделения сока из просверленного отверстия на левой стороне ствола и обильное выделение из полости на правой стороне возможно только благодаря структурному различию между двумя сторонами — наличию заболони на левой и ее отсутствию на правой стороне. Выделение жидкости, заполняющей полость, происходит благодаря насасывающему действию выстилающей наружную стенку коры, активность которой растет с увеличением температуры, достигая максимума к 14 часам.

Теперь объясним, почему соковыделение начинается ровно в 13 часов. Наблюдение за деревом показало, что большую часть дня ствол находится в тени листьев. Однако среди ветвей есть такое открытое место, через которое солнечные лучи попадают (при движении солнца с востока на запад) непосредственно на соковыделяющую часть ствола именно в 13 часов и вызывают местное повышение температуры. Поэтому кора этой части становится очень активной и количество сока, скапливающегося в полости, быстро возрастает. Увеличенное давление выталкивает естественную пробку, закрывающую выход из полости, и сок изливается наружу. Потом солнце прячется за листьями и температура быстро падает. Вследствие этого «плач» уменьшается и вечером прекращается совсем. Молодая древесина, или заболонь, на левой стороне ствола не повреждена, и сколько бы воды ни

поступило латерально, она быстро всосется пульсирующими клетками коры. Поэтому не происходит ни скопления, ни выделения сока из просверленного на левой стороне отверстия. В то же время «плач» обусловлен скоплением латерально поступающего в полость сока и его периодическим извержением через пору. Дерево не плачет, после того как полость разрушена и наружная поверхность дерева заделана каменноугольной смолой.

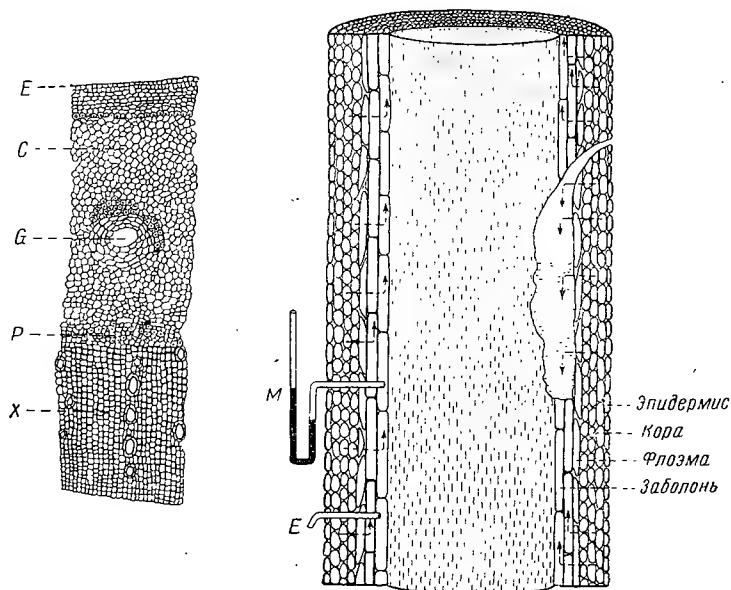


Рис. 83. Сечение ствола мангового дерева

Рисунок слева показывает поперечное сечение молодого ствола при увеличении. E — эпидермис; C — грубая кора; G — железа; P — флоэма; X — ксилема. Рисунок справа — схема ствола с полостью, из которой течет сок. Сок насыщается сбоку корой и скапливается в полости. С левой стороны ствола вводимый сок поглощается заболонью, имеющей отрицательное давление из-за транспирации листьев. Давление измеряется манометром M.

Через проделанное отверстие E выделения нет

Представленные выше результаты дают исчерпывающие доказательства того, что пульсирующая активность коры осуществляет продвижение сока не только вперед — вверх, но и в боковом направлении для того, чтобы протолкнуть его в смежные сосуды молодой древесины, служащие резервуарами. Это доказывает также, что молодая древесина выполняет роль канала для механического транспорта воды, а сила продвижения обеспечивается активным слоем.

Глава XX

ВЫДЕЛЕНИЕ ПАЛЬМОВОГО МОЛОКА

Большое количество сахара добывают в Индии из пальмового дерева. Индийская финиковая пальма *Phoenix silvestris* достигает 30—40 футов в высоту. Сок добывают особым приемом — разрезом на верхнем конце дерева (рис. 84). Ежедневный сбор сахаросодержащего сока доходит до 19 л за сутки. Сахарный сок пьют свежим или используют для производства сахара; сок применяется также для приготовления опьяняющего напитка.

Другое дерево, из которого добывают сахарный сок, — пальмировая пальма (*Borassus flabellifer*); это низкорослое дерево живет более 100 лет. Сок добывают из разреза, сделанного на конце цветущей вершины ранним летом. При высокой температуре происходит брожение и приходится применять меры для того, чтобы сок не сбраживался. Обычная процедура очистки специального сосуда недостаточна для этой цели. Обычай требует смазать сосуд негашеной известью и затем уже отмыть его. Эта антисептическая обработка сохраняет сок свежим и пригодным для питья.

Общее количество сока, которое можно собрать с одного дерева за его жизнь, может достигать 120 000 л. Сок богат сахаром, его содержание составляет около 10%. Это самое выгодное для получения сахара дерево, так как общая продукция с одного дерева за весь период жизни исчисляется приблизительно 12 т сахара.

Ежечасное изменение соковыделения

Сок, содержащий сахар, не течет одинаково и днем и ночью. Его истечение претерпевает очень интересные изменения во времени. Для изучения этого вопроса я приспособил особый опрокидывающий сосуд, с помощью которого можно было собирать и автоматически регистрировать определенное количество сока в течение дней и часов. Записывающий прибор помещался в лаборатории на некотором расстоянии от дерева. Как только чашка коллектора наполнялась, она опрокидывалась и освобождалась. При этом каждый раз происходило замыкание электрической цепи и электрический



Рис. 84. Индийская финиковая пальма
На стволе сделан надрез для собирания сока в сосуд

сигнал производил отметку на записывающем барабане. Все, что необходимо было сделать, — это соединить между собой отдельные точки, отмечаемые часто во время обильного отделения сока и редко, когда сока выделялось мало. Автоматическая запись показывает, что наибольшее соковыделение происходит в 2 часа ночи, а наименьшее — около 13 часов (рис. 85). Как видно из записи, ночью выделение сока идет значительно более интенсивно, чем в дневное время.

Объяснение интенсивного соковыделения ночью

Тщательное измерение выхода сока финиковой пальмы показало, что она дает 700 см^3 между 6 часами утра и 18 часами, в то время как за 12 часов ночи, с 18 часов до 6 утра, выход составляет 2150 см^3 , т. е. в три раза больше.

Объяснение этого различия можно найти в том, что растение теряет воду как путем транспирации листьями, так и путем выделения сока с раненой поверхности. Следовательно, максимальная транспирация должна соответствовать минимальному соковыделению и наоборот. Так как потеря

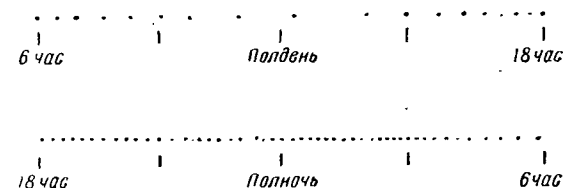


Рис. 85. Запись соковыделения из индийской финиковой пальмы за 24 часа

После 13 час. точки отстоят друг от друга далеко, после 15 час. — близко

влаги путем транспирации ночью самая маленькая, то выделение сока из надреза соответственно наибольшее. С другой стороны, в дневное время потеря влаги при транспирации очень велика, и поэтому выделение сока наименьшее.

Необходимость повторного надрезания

Вернемся к объяснению соковыделения у индийской финиковой пальмы. Многие деревья перед разворачиванием листьев ранней весной наполняются соком под большим давлением, благодаря которому сок выделяется наружу сразу же, если сделать отверстие в дереве. Но пальма не выделяет сока через отверстие в стволе. Я срубил дерево, но на месте сруба на стволе не появилось ни капли сока. Образцы ткани, взятые изнутри ствола, оказались почти сухими, и только под большим давлением удалось выжать из них небольшое количество сока. Этот опыт показывает, что соковыделение с поврежденной поверхности ствола происходит не за счет корневого давления, поскольку никакого давления нет. В связи с этим можно вспомнить, что финиковая пальма растет на сухих и даже бесплодных почвах, поэтому необходимость заставляла дерево полностью использовать скудное и редкое, нерегулярное снабжение водой. Дерево имеет более тысячи корней толщиной в мизинец. Я проследил за каждым из этих корней на расстоянии более 6 м и все же не обнаружил корневых окончаний. Ствол дерева медленно насыщается водой при помощи чрезвычайно разветвленной корневой системы, и сок сохраняется в стволе дерева очень прочно.

Из отверстия, сделанного в стволе, как говорилось выше, не выделяется ни капли пальмового сока. Как же тогда заставить дерево отдать свое накопленное богатство? Обычная неактивность поврежденной поверхности

пальмы демонстрируется отсутствием в начале соковыделения даже при вертикальном надрезе в верхней части стебля. Сок начинает вытекать только после ряда повторных надрезов на стволе, наносимых приблизительно в течение недели.

Какое объяснение можно предложить для этого факта? Как уже было показано в одной из предыдущих глав, живую ткань можно перевести из неактивного состояния в состояние повышенной активности адекватного раздражителя. Особенно неактивная ткань, естественно, будет требовать или очень сильных раздражений, или непрерывную серию раздражителей, которая даст суммарный эффект. Поэтому для того, чтобы вызвать соковыделение у пальмы, надо повторять стимулирующее надрезание несколько дней подряд.

Процесс «доения»

У пальмировой пальмы, выделяющей сок через цветочную верхушку плодоносной пальмовой ветви, процесс добывания сока несколько иной. Никакого соковыделения при надрезании верхушки не происходит; оно начинается только после особой обработки соцветия в течение нескольких дней.

Для этих целей в разных странах применяются два приема, которые можно довольно удачно назвать «боданием» и «доением» по аналогии с действиями теленка, вызывающими лактацию у коровы.

В Малайе для этого ударяют деревянным молотком по верхушке цветка периодически в течение двух недель, после чего верхушка надсекается и на месте надреза выделяется сок. В Индии пользуются более гуманным способом. Длинная пальмовая ветвь крепко зажимается пальцами и массируется сверху вниз; прием очень похожий на доение коров. Эта процедура повторяется ежедневно. Затем надрезанная верхушка обильно выделяет сок. Предварительное постукивание можно сравнить с «боданием» теленка, а «массирование» — с обычным способом доения.

Способы вызывания соковыделения у первоначально неактивной ткани пальмы в основе одинаковы. Они имеют одну общую сторону, а именно — возбуждение потенциальной активности повторным раздражением, выражающимся либо в повторном надрезании, либо в периодических ударах, либо в регулярном массаже. В результате этих действий неактивная ткань становится такой же активной, как и железистая ткань, и приобретает способность поддерживать соковыделение даже тогда, когда нет внутреннего давления сока.

Глава XXI

ДЕЙСТВИЕ АЛКАЛОИДОВ И ЯДА КОБРЫ НА ПУЛЬСАЦИЮ У ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ

Электрический метод, как описано выше, позволил мне доказать, что пульсирующая ткань расположена вдоль всего ствола растения и что передвижение сока осуществляется механизмом подобным механизму кровообращения у животных. Ритмическую пульсацию активной ткани растения можно наблюдать только после обнаружения соответствующих электрических пульсаций.

Каналы, по которым транспортируется сок, можно сравнить с артериями, а их пульсационную активность — с биением пульса. Можно ли записать активное биение пульса механически? Если нам удастся это сделать, то пульсационную активность растения можно будет продемонстрировать двумя различными независимыми методами — электрическим и механическим. Существуют, однако, и более строгие методы, показывающие глубокое сходство механизмов циркуляции крови и сока. Различные алкалоиды вызывают характерные реакции пульса у животных; оказывают ли они такое же действие на пульсацию у растений?

Запись пульса животных

Пульсацию сердца животного можно записать прямо на кардиографе или косвенно с помощью сфигмографа. Кардиограф — усилитель-рычаг, короткое плечо которого накладывается на бьющееся сердце, а длинное записывает удары пульса на подвижной закопченной стеклянной пластинке. Под влиянием раздражения активность сердца возрастает, на записи отражается увеличение частоты и амплитуды пульсации. Угнетающий агент, напротив, вызывает снижение частоты или амплитуды сердцебиения.

Сердцебиению соответствует биение пульса в артериях. Об увеличении или уменьшении активности сердца и об изменении кровяного давления можно судить по артериальному пульсу. У человека одна из радиальных артерий подходит к поверхности у запястья. Изменение давления в артерии можно записать на сфигмографе, который имеет серию увеличивающих

рычагов, отмечающих пульсирующие волны. Разумеется, это трудно сделать, поскольку артерия лежит не близко к поверхности, а глубоко под другими индифферентными тканями.

Растительный разведчик

Как было показано, сок в стебле перемещается при помощи ритмической пульсации, осуществляемой активным слоем. Но всякие попытки уловить пульс растения оказались безуспешными, поскольку амплитуда колебаний пульсирующей волны лежит далеко за пределами разрешающей способности микроскопа, так как измеряется примерно миллионными долями дюйма. Кроме того, активные клетки скрыты внутри ствола; как же можно увидеть невидимое и неосознаваемое?

Давайте проследим путь сока в стебле. В момент проталкивания сока вдоль стебля каждая волна пульса должна сопровождаться небольшим напряжением. После прохождения волны стебель вернется к начальной величине диаметра до наступления следующей пульсации. Трудность записи изменений давления сока обуславливается тем, что проводящие сок каналы в отличие от радиальных артерий залегают под другими тканями, более того, сечение канала крайне незначительно по сравнению с общим сечением ствола. Чрезвычайно малое расширение и сокращение при пульсации можно обнаружить только растительным разведчиком — прибором [15], обладающим исключительно высокой чувствительностью.

Оптический сфигмограф

Для этой цели в качестве сверхчувствительного прибора был использован оптический сфигмограф, в котором увеличение действия достигается рычагом и вращающимся зеркалом. Стебель помещается между двух стержней. Один из стержней подвижный, другой закреплен. Две U-образные (в поперечнике) палочки из слоновой кости, лежащие на двух стержнях, касаются двух диаметрально противоположных R и I точек стебля. Осевой подвижный стержень F вращается часовым механизмом. Этот рычаг сделан из иглы дикобраза и отличается одновременно и легкостью и прочностью, инерция иглы крайне незначительна, и она быстро отклоняется и следует за движением волны пульсации. Боковое давление рычага на стебель создается пружиной S , которую можно поместить и впереди и за рычагом. Длина рычага допускает увеличение примерно в 30 раз (рис. 86), все же далеко недостаточное для того, чтобы наглядно обнаружить пульсацию. Поэтому необходимо было сделать дальнейшее оптическое увеличение. Тонкая шелковая нить, привязанная одним концом к рычагу сфигмографа, обернута одним витком вокруг тонкого вертикального стержня, закрепленного двумя концами на часовом камне, а другим концом прикрепляется к тонкой спи-

ральной пружине. Пружина легко улавливает давление стебля на контактный рычажок.

Движение рычажка h , вызванное волной пульсации, при расслаблении поворачивает вертикальный стержень по направлению часовой стрелки,

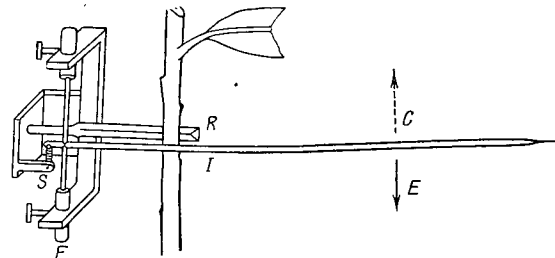


Рис. 86. Схема сфигмографа для растений

при сокращении в обратную сторону. На вращающемся стержне укреплено зеркало M , которое отражает световой луч на удаленный экран (рис. 87).

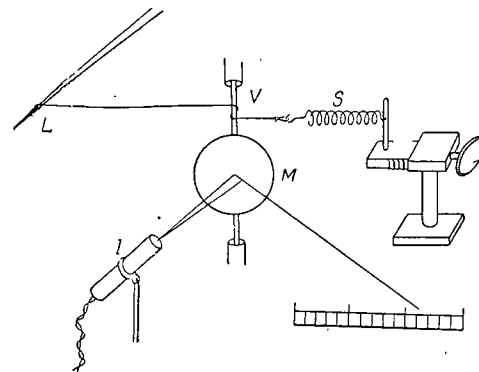


Рис. 87. Схема сфигмографа с оптическим приспособлением

Общее увеличение оптического сфигмографа составляет около одного миллиона раз. Этого вполне достаточно для публичной демонстрации характерного действия различных алкалоидов на пульсирующую ткань растения. Общий вид прибора представлен на рис. 88. На специальном зажиме располагаются три маленьких чашки с угнетающим, отравляющим и стимулирующим растворами для быстрого нанесения того или иного раствора на срезанный конец стебля.

Для записи одиночной волны пульса у растения необходимо еще большее увеличение, а именно в десять миллионов раз. Это достигается нашим магнитным сфигмографом.

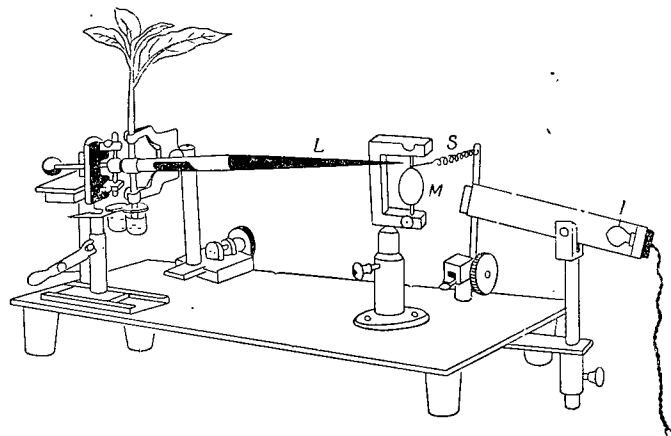


Рис. 88. Общий вид оптического сфигмографа

В нормальных условиях у растений среднее давление остается практически неизменным, о чем говорит почти горизонтальная запись сфигмографа.

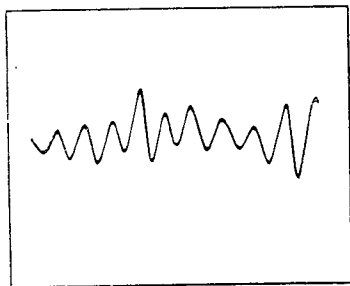


Рис. 89. Запись клеточной пульсации

Это равновесное состояние является не статическим, а динамическим, так как образовано колебаниями относительно положения равновесия. Чередующиеся расслабление и сокращение, вызванные ритмической пульсацией, отражены на записи так: кривая, идущая вверх, — расслабление, идущая вниз — сокращение, обе кривые одинаковы (рис. 89). Если пульсация, как обычно, небольшая, то для демонстрации требуется увеличение в десять миллионов раз. Однако, когда давление подвергается какому-либо изменению, могут происходить и значительные колебания.

Запись пульсации при стимуляции и угнетении

Как уже говорилось выше, у животных кровяное давление повышается стимуляторами и понижается угнетающими веществами. В параллельных опытах с растениями заключена уникальная возможность наблюдения действия клеточного насоса: неравномерные удары при увеличении или уменьшении скорости действия вызывают изменение давления клеточного сока. Из данных, приводимых нами ниже, вытекает одна общая закономерность:

стимулирующий агент, повышающий скорость подъема давления, увеличивает и пульсацию, причем кривая, идущая вверх, становится больше кривой, идущей вниз. С другой стороны, угнетающий агент вызывает такие изменения пульсации, которые характеризуются увеличением кривой, идущей вниз, по сравнению с верхней. Поэтому стимулирующая или угнетающая природа вещества может быть сразу обнаружена по действию на запись пульсации. Чувствительность такого метода чрезвычайно велика. Например, рассмотрим действие раздражителя, выраженное в увеличении высоты кривой, идущей вверх, с последующей слабевыраженной кривой вниз. Действие растет до тех пор, пока амплитуда кривой, идущей вверх, уже не помещается на пластинке. Частота пульсации настолько увеличивается, что отдельные удары пульса сливаются друг с другом. Действие примененного после этого угнетающего агента изменяет картину в обратном порядке. Интересно проследить изменения в характере отдельных волн пульсации, когда повышение давления сменяется понижением. После некоторого неопределенного периода колебаний амплитуда кривой, идущей вниз, начинает увеличиваться; серия такого рода постоянных пульсаций образует нисходящую кривую, что и говорит о снижении давления.

Характерное действие алкалоидов

Алкалоиды оказывают характерное действие на биение сердца у животных. Для удобства их делят на три группы:

1. *Стимуляторы*, вызывающие общее увеличение активности.
2. *Угнетающие агенты* (ингибиторы), вызывающие торможение активности.
3. *Стимуляторы — ингибиторы*, в малых дозах стимулирующие активность и в больших дозах угнетающие ее.

Изменения активности сердца животного определяют при помощи кардиографа. Этот метод является более прямым и чувствительным, чем применение сфигмографа в опытах с животными. Но при работе с растениями пригоден только магнитный сфигмограф.

Из таблицы видно, как похожи между собой влияния одного и того же алкалоида на животный и растительный организмы.

Действующий агент	Кардиограмма животного	Сфигмограмма растения
Стимулятор	Увеличение частоты	Увеличение давления сока. Верхняя кривая сфигмограммы больше нижней
Ингибитор	Уменьшение частоты	Уменьшение давления сока. Нижняя кривая больше верхней

Как у животных, так и у растений результат меняется в зависимости от: 1) состояния самой ткани, 2) дозы и продолжительности действия агента. Ниже приведены простые и типичные примеры.

Кардиограмма получена с сердца рыбы *Ophiocephalus*, у которой сердцебиение в норме в течение долгого времени остается неизменным. Растительная сфигмограмма снята с *Cosmos*, *Centaureae*, *Antirrhinum*.

Влияние стимуляторов

Разведенный раствор камфоры повышает активность сердца животного. Действия стимулятора отчетливо проявляются на таких объектах, которые сами по себе не отличаются высокой активностью. Понятно, что на сердце,

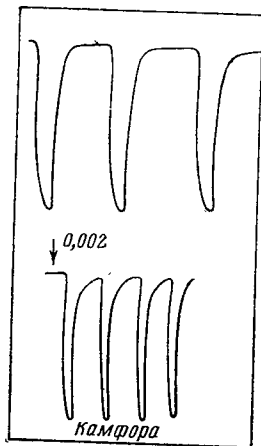


Рис. 90. Влияние камфоры

Верхняя запись показывает нормальную скорость сердцебиения. Резкая нисходящая линия соответствует выбрасыванию крови при систолическом сокращении; восходящая линия — при активной диастоле; горизонтальная или слегка поднимающаяся линия — пассивная диастола, или пресистола, длительность которой резко изменяется при действии лекарственных веществ. Нижняя запись показывает усиление сердцебиения рыбы под влиянием камфоры.

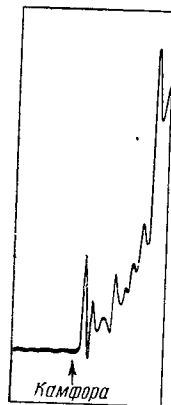


Рис. 91. Действие камфоры на растение

Давление сока поднимается за счет увеличения пульсирующей активности. Восходящая сторона пика больше нисходящей.

Влияние камфоры на растение показано на рис. 91. Начальная пульсация настолько слаба, что запись кажется почти горизонтальной линией. Применение раствора камфоры вызвало мгновенное увеличение давления сока, выраженное в подъеме кривой, причем кривая, идущая вверх, гораздо больше идущей вниз. Аналогичные результаты были получены с другими стимуляторами, например с мускусом, при условии применения не слишком больших доз.

Влияние угнетающих агентов

В качестве типичного угнетающего агента можно взять морфий. Слева на рис. 92 представлена запись сердцебиения рыбы в норме, справа — запись действия морфия: снижение амплитуды и частоты пульсации.

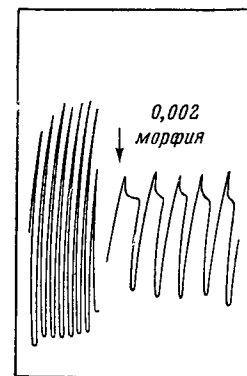


Рис. 92. Действие морфия
Угнетение сердечной деятельности у рыбы



Рис. 93. Уменьшение давления сока у растения

Угнетающее действие морфия на пульс у растений видно на следующем рисунке (рис. 93); пульсация изображена зубчатой кривой, на которой нижний пик больше верхнего. Спирт, даже в очень низкой концентрации, вызывает угнетение пульсации.

Антагонистические реакции

Теперь я опишу удивительные реакции, полученные при чередовании действия угнетающего агента и стимулятора как на животных, так и на растительных организмы. Как мягко действующий ингибитор я использовал бромистый калий. На рис. 94 первая серия записей отражает нормальное

находящееся в состоянии максимальной активности, можно получить лишь небольшое дальнейшее увеличение пульсации. На рис. 90 сверху представлена запись пульсации сердца животного в норме. Введение камфоры в концентрации 1 : 500 резко увеличивает частоту сердцебиения, что видно по нижней записи на том же рисунке.

сердцебиение. После применения раствора бромистого калия в концентрации 5 : 1000 произошло быстрое снижение частоты и амплитуды. Затем был введен раствор мускуса в концентрации 1 : 1000, который не только нейтрализовал угнетающее действие бромистого калия, но и увеличил пульсацию выше нормы. В параллельном опыте с растением бромид вызвал сильное угнетение, а мускус — не только снятие действия бромида, но и сильное увеличение активности, что привело к подъему давления сока (рис. 95).

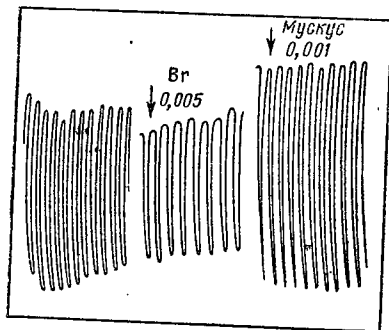


Рис. 94. Первая серия записи выражает нормальную сердечную активность; вторая — показывает угнетение активности под действием КВг; третья — увеличение активности под действием мускуса у рыбы

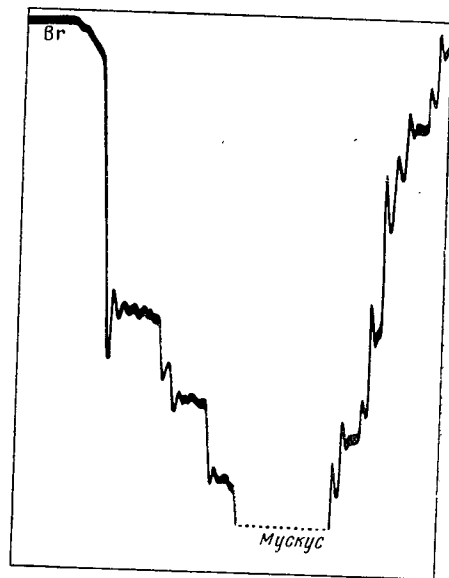


Рис. 95. Снижение давления сока под влиянием КВг и его увеличение под влиянием мускуса

Стимуляторы — ингибиторы

Доза стрихнина 1 : 1000 вызывает отчетливое увеличение сердечной активности, увеличение частоты пульсации. Однако 2%-ный раствор стрихнина приводит к сильному подавлению и к полной остановке сердцебиений

(рис. 96). Подобные опыты с большими и малыми дозами стрихнина были проделаны на растениях. Раствор в концентрации 1 : 1000 является стимулятором и увеличивает давление сока, 1%-ный раствор вызывает заметное снижение (рис. 97).

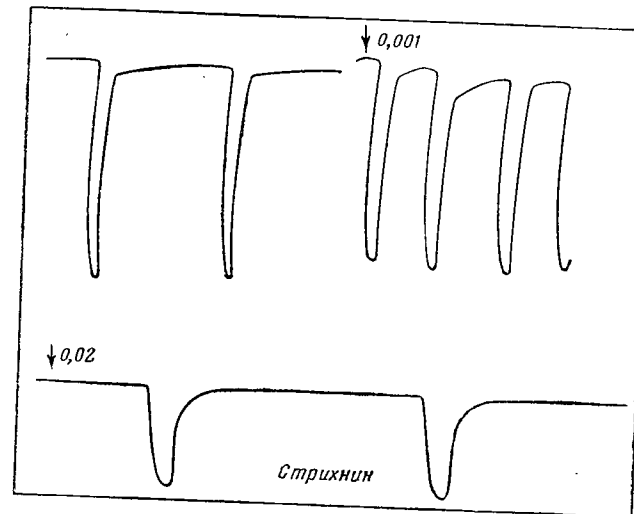


Рис. 96. Действие стрихнина
Увеличение частоты пульсации сердца при действии 0,1%-ного раствора (верхняя запись). Угнетение и остановка при действии 2%-ного раствора (нижняя запись)

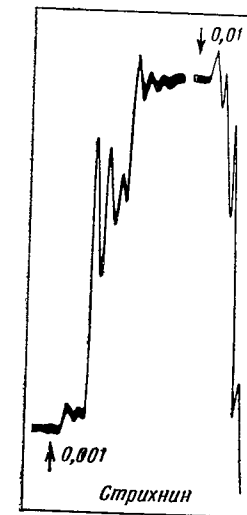


Рис. 97. Действие стрихнина
Увеличение давления сока при малых и снижение при больших дозах

Действие яда кобры

Яд кобры — очень сильный, смертельный яд для животных. Введенный подкожно, он приводит к неизбежной смерти даже в таких минимальных количествах как 0,00002 г. В Индии распространено поверье, что укушенный змеей человек, у которого уже остановилось дыхание и сердце, т. е. появились признаки смерти, все же может выжить. Поэтому мертвое тело не хоронят как обычно, а кладут на плот и пускают его вниз по реке. В своих опытах по изучению действия яда кобры на растения и на животных я использовал высушенный яд, сохраняющий свои смертельные свойства неизменными многие годы.

Действие умеренной дозы яда

После получения записи энергично сокращающегося сердца рыбы в вену рыбы было введено 0,5 мл (1 : 1000) раствора яда. Амплитуда пульсации стала резко падать, и через 12 мин. сердце остановилось. Незадолго перед остановкой возникла мышечная судорога, отмеченная смещением записи (рис. 98).

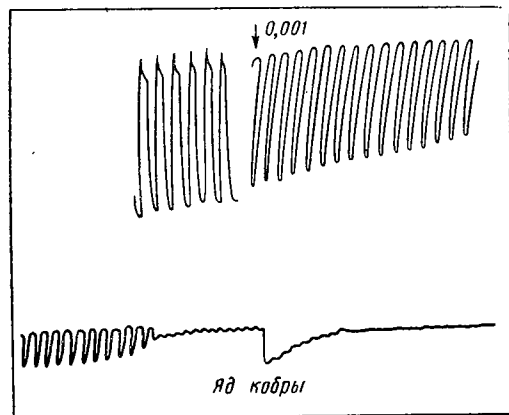


Рис. 98. Действие яда кобры

Нормальная пульсация сердца, затем быстрое уменьшение и полное прекращение пульсации при 0,1 %-ной дозе яда, как видно по нижней кривой. Обратите внимание на спазму смерти у рыбы

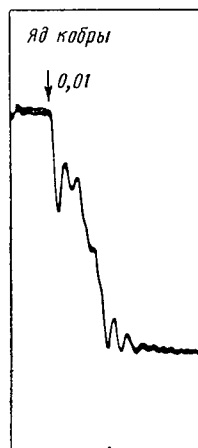


Рис. 99. Снижение давления сока и прекращение активности при действии яда кобры

Затем действию яда было подвергнуто растение. Яд сперва вызвал сильное угнетение, что видно по нисходящей кривой, и через короткий отрезок времени пульс полностью исчез (рис. 99). Последующее увядание и разложение показало, что растение погибло.

Действие препарата Shuchikavarān на пульсацию сердца

Действие малых доз змеиного яда (1 : 100 000) выражается в усилении активности растения. Небольшие дозы яда увеличивают скорость движения сока, а значит и увеличивают давление сока (рис. 100). Срезанный стебель растения был помещен в такой раствор на несколько дней и сохранился за это время в отличном состоянии.

Это побудило меня к изучению влияния малых доз яда кобры на сердечную деятельность. В связи с этим не безынтересно узнать, что небольшое количество яда кобры входит в качестве основного составного вещества в препарат, именуемый *Shuchikavarān*, известный в индийской народной медицине уже более тысячи лет. С появлением новой школы исследователей, занявшихся систематическим изучением фармакологии ряда алкалоидов и металло-

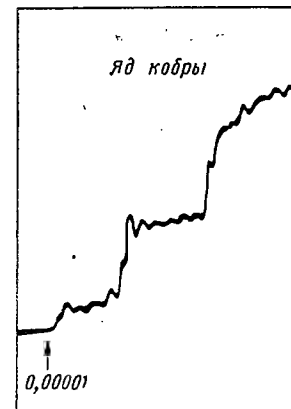


Рис. 100. Увеличение давления сока сильно разведенным раствором яда кобры

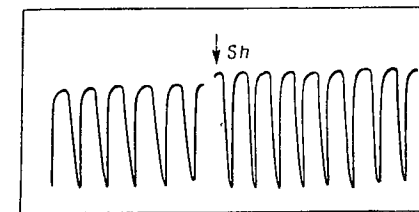


Рис. 101. Стимулирующее влияние препарата *Shuchikavarān* на сердце

державших соединений, совпала популярность этого препарата. *Shuchikavarān* применяется в самую критическую минуту, когда больной находится на грани смерти из-за остановки сердца. Говорят, что в такие минуты кризиса препарат яда кобры особенно эффективен для возобновления и усиления сердечной деятельности.

В целях обнаружения влияния *Shuchikavarān* на угнетенное сердце я ввел раствор препарата в синус рыбы. Это привело к значительному усилению частоты и амплитуды пульсации (рис. 101). В ряде других опытов аритмичная пульсация после инъекции препарата сменялась регулярной ритмичной пульсацией.

Глава XXII

АССИМИЛЯЦИЯ УГЛЕРОДА

Непрерывная жизнедеятельность требует расхода энергии, предварительно накапливаемой организмом. Например, подъем сока, непрерывная активность пульсирующей ткани поднимают на значительную высоту огромное количество воды. Энергия для выполнения этой работы образуется при расщеплении органических веществ в процессе внутреннего сгорания или, иначе говоря, дыхания. Трата энергии восполняется поглощением и накоплением ее из внешней среды.

Накопление энергии может осуществляться двумя путями: организм усваивает энергию либо в активной кинетической, либо в неактивной потенциально скрытой форме. Кинетическая форма характерна для растений, потенциальная — для животных. Растения, имеющие зеленый пигмент хлорофилл, могут использовать кинетическую энергию солнечных лучей и способны синтезировать органическое вещество из углекислоты воздуха. Это органическое вещество — сложное углеродное соединение, в котором энергия аккумулирована в скрытой форме в химических связях. Образующееся органическое вещество частично используется для поддержания процесса роста растения, а частично потребляется для осуществления различных видов жизненной активности. Остальная часть откладывается в тканях как резерв для дальнейшего использования, особенно в семенах и плодах для размножения и роста.

Животные, в отличие от растений, постоянно нуждаются в снабжении как энергией, так и органической пищей, произведенной зелеными растениями. Следовательно, животные целиком зависят от растений, но и те и другие в свою очередь зависят от солнца, первые косвенно, а вторые непосредственно. Фактически солнце — первичный источник энергии животных организмов, проявляемой в виде тепла, электрического тока или движения и вообще в процессах окисления. Сидеть у камина с горящим каменным углем — значит согреваться лучами солнца, светившего миллионы лет назад в каменноугольном периоде.

Ассимиляция углерода зеленым растением, или фотосинтез, как теперь называют этот процесс, представляет огромный теоретический и практиче-

ский интерес и условия его осуществления заслуживают более тщательного и точного исследования. О многом может сказать точное измерение газообмена растения с атмосферой во время фотосинтеза с целью выяснения, выделяется ли равный объем кислорода при усвоении определенного объема углекислоты. Определение усвоенной CO_2 сложным химическим анализом — слишком длинный и трудоемкий метод. Измерение выделяющегося кислорода более удобно. Итак, мне нужно было изобрести основанный на этом принципе прибор, к описанию которого я сейчас и перейду.

Автоматическая запись ассимиляции

Растения, живущие в воде, получают углерод из углекислоты, растворенной в воде. Когда на растение попадает луч света, углекислый газ расщепляется, углерод фиксируется в форме органических соединений, известных нам как углеводы, а равный объем кислорода выделяется в виде пузырьков. Скорость выделения кислорода растением соответствует скорости ассимиляции.

Многочисленные трудности, возникающие при практическом применении этого метода, преодолены в сконструированном мною автоматическом регистраторе. Часть водного растения, например *Hydrilla verticillata*, помещается в бутылку, наполненную водой, которая содержит достаточное количество растворенной углекислоты, и отверстие бутылки закрывается специальным счетчиком пузырьков для измерения выделяющегося кислорода. Этот аппарат состоит из U-образной трубки с каплей ртути, закрывающей дальний конец и действующей как клапан. Кислород, выделяемый растением, попадая в трубку, увеличивает давление и поднимает ртутный клапан. Пузырек кислорода выходит наружу и ртутный клапан немедленно закрывается до того момента, пока снова не будет поднят такой же следующей порцией газа. Движение ртути замыкает электрическую цепь, что регистрируется либо электрическим звонком, либо отмечается точками на вращающемся барабане электромагнитным писчиком (рис. 102). Автоматический метод исключает индивидуальные ошибки наблюдения. Метод настолько чувствителен, что можно определить прирост углеводов в миллионных долях грамма.

Для того чтобы проиллюстрировать практическую работу прибора, приведу следующий пример. Растение и прибор помещались так, чтобы на растение падал свет. Звонки звонят тогда, когда образуется определенное количество кислорода, равное по объему величине, усвоенной CO_2 . Если загородить растение от света, ассимиляция затормозится и звонки будут звонить через более продолжительные интервалы. Когда на растение падает сильный свет, звонки, следующие друг за другом, становятся очень частыми. Растение так чувствительно к свету, что может служить фотометром для измерения малейших изменений интенсивности света.

Мне удалось сделать приспособление, при помощи которого растение включает электрическое освещение, как только естественное освещение уменьшается из-за тумана, и выключает его снова, когда небо становится ясным. Это изобретение с успехом может быть использовано в зимнее время

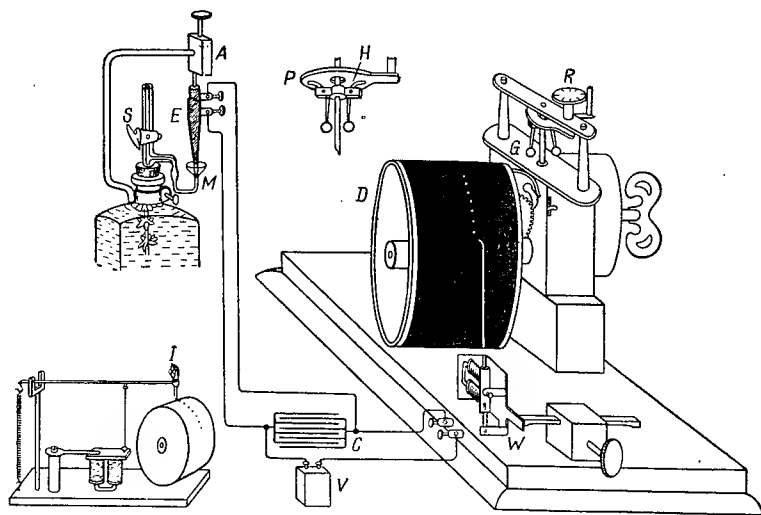


Рис. 102. Автоматический регистратор фотосинтеза

S — сосуд с краном; *E* — электрический карандаш для замыкания электрического контакта через каплю ртути *M*; *A* — винт крепления; *V* — источник тока; *C* — конденсатор; *D* — вращающийся барабан; *W* — электромагнитный писчик; *G* — регулятор, показанный отдельно в *P* с парой рычагов *H*; *I* — чернильный писчик. Электрический звонок не показан

в Лондоне. Не менее интересна автоматическая запись, сделанная электромагнитным писчиком последовательными точками на барабане. Если скорость ассимиляции по какой-либо причине увеличивается, точки следуют близко друг к другу. Снижение скорости ассимиляции характеризуется точками через большие широкие интервалы.

Часовые изменения ассимиляции

В каком часу днем растение лучше всего усваивает CO_2 ? Для выяснения этого вопроса я сделал непрерывную запись с интервалами в 5 мин. с 7 час. 30 мин. до 17 часов. Когда в 6 час. 45 мин. взошло солнце, света было еще слишком мало, чтобы вызвать ассимиляцию. В 7 час. 30 мин. она началась, и растение выделило 4 пузырька кислорода за 5 мин; с наступлением дня растение становилось все более жадным и в 13 часов стало поглощать углекислоты в четыре раза больше, чем утром.

Любопытно, что растение с жадностью поглощает пищу как раз во время нашего второго завтрака. В действительности причина увеличения ассимиляции в 13 часов заключается в благоприятных условиях в отношении

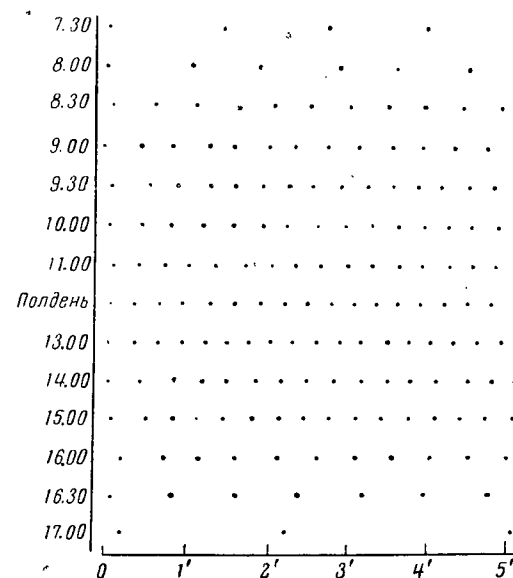


Рис. 103. Автоматическая запись последовательных порций пузырьков при 5-минутных интервалах в различное время дня

Отмечена малая скорость в 7 час. 30 мин. и 16 час. 30 мин. Большая скорость в середине дня

света и тепла. Затем активность снижается и с наступлением темноты прекращается совсем (рис. 103).

Действие раздражения на ассимиляцию

Поскольку усвоение пищи является, в сущности, процессом жизнедеятельности, всякое раздражение чрезмерным раздражением является крайне вредным для него. Так, растение, активно ассимилирующее и выражающее свое удовольствие частыми звонками, вдруг смолкает при ударе электрическим током. Растение долго не ассимилирует, о чем говорит прекращение звонков. Чем сильнее раздражение, тем продолжительнее остановка в усвоении CO_2 . Очевидное заключение из этого факта такое: нужно по крайней мере полчаса отдохнуть перед едой. Иначе пища может оказаться даже ядом, если мы находимся в раздраженном состоянии.

Влияние минимальных следов химических веществ

Во время проведения опытов я заметил, что присутствие минимальных количеств определенных химических соединений вызывает чрезвычайно большое усиление усвоения углекислоты. Концентрация раствора составляла одну биллионную часть (биллион во французской системе мер равен 1000 миллионов). Некоторые вещества в концентрации 1 : 2 биллионам частей воды увеличивают активность более чем на сто процентов. При повышении критической концентрации раствора активность понижается. Экстракт щитовидной железы в биллионном разведении вызывает максимальное увеличение активности приблизительно на 70%. Замечательная особенность действия экстракта щитовидной железы та, что он не уменьшает активность ниже нормы даже при высокой концентрации. Влияние следов иода более или менее сходно с действием гормона щитовидной железы. На первый взгляд кажется совершенно невероятным, что бесконечно малые следы определенных химических соединений способны оказывать столь мощное действие на жизнедеятельность.

Прямая конкретная демонстрация действия следов химических веществ на ассимиляцию углекислоты представляет собой особый интерес, так как помогает понять действие сверхмалых количеств витаминов [23] на общий обмен и влияние гормонов на физиологические реакции.

Производительность зеленых растений в накоплении солнечной энергии

Можно сказать, что экономическая жизнь нашего века зависит в большой степени от использования той солнечной энергии, которая была аккумулирована зелеными растениями в прошлые столетия. Каков коэффициент полезного действия растительного механизма в накоплении энергии? Прежде его считали очень низким — меньше 1%, но методы измерения, применявшиеся ранее, были очень несовершенными. Поэтому я провел тщательные измерения новыми и высокочувствительными методами. Падающая энергия солнца была измерена изобретенным мною магнитным радиосчетчиком, тщательно замерялась и энергия, аккумулируемая растением. Коэффициент полезного действия оказался значительно большим, чем предполагалось ранее, — 7,4%. Интересно сравнить КПД обыкновенной паровой машины и фотосинтетического органа. В первом случае потенциальная энергия угля превращается в кинетическую энергию движения, во втором — кинетическая энергия радиации превращается в потенциальную энергию сложного химического соединения. КПД фотосинтетического органа составляет половину КПД паровой машины. Поэтому ясно, что не таким уж непрактичным изобретением может оказаться такой аппарат для усвоения солнечного света, как хлорофилл.

Глава XXIII

НЕРВЫ РАСТЕНИЙ

Если слегка уколоть кончик пальца, возникнет импульс, который устремляется к мозгу в виде ощущения. Импульс передается вдоль нервного волокна, как по руслу. При повреждении нервов чувствительные ощущения исчезают. Укол и его ощущение кажутся одновременными, но в действительности требуется некоторое время для того, чтобы импульс от пальца дошел до мозга. Скорость нервного импульса можно определить следующим образом: подопытный объект дает сигнал, когда он почувствует укол в кончик пальца. Интервал между уколом и сигналом позволяет определить скорость импульса при известной длине нерва.

Если нерв оканчивается в мышце, то приход импульса определяется по вздрагиванию мышцы. Такие эксперименты проводят обычно на нервно-мышечном препарате лягушки, который может жить в течение нескольких часов. Мышца соединяется с записывающим рычажком, запись сокращения ведется на вращающемся барабане. На нем же делается отметка времени хронографом. Скорость распространения импульса вычисляется из времени рефлекса и длины нерва.

В нервнорефлекторной дуге животного различают три части. Первая — «рецептор», который воспринимает импульс из внешней среды, вторая — «проводник», нерв, по которому возбуждение передается на расстояние, хотя никаких видимых изменений в проводящей ткани во время прохождения импульса не наблюдается. Наконец импульс достигает отвечающего органа, «эффектора», которым является, например, мышца. В этом случае получается видимый ответ, выраженный движением.

У таких низкоорганизованных животных, как морской анемон, есть, по-видимому, зачатки нервно-мышечной системы, поскольку у них раздражение щупальца вызывает ответ на удаленном конце, причем в промежуточном участке нет никакого движения. Рецептор и эффектор, таким образом, далеко отстоят друг от друга, связующим звеном служит нерв.

Такой способ передачи возбуждения, при котором действие раздражителя проявляется на расстоянии, может показаться не похожим на то, что

наблюдается у чувствительного растения — мимозы. У нее раздражение, например электрическим током, одного из подчешков также вызывает возникновение импульса, который, проходя вдоль по черешку листа, достигает своего исполнительного органа — листовой подушечки, сокращение которой вызывает быстрое опускание листа. Хотя раздражение у растений и животных действует одинаково, все же господствует общее мнение о том, что путь импульса в растениях совершенно не похож на путь импульса в нерве животного.

Трубки для воды или нервы?

Представление о различии импульсного пути у растений и животных базируется на опытах Пфеффера, который раздражал растение ударом ножа и наблюдал, как оно отвечает на такое грубое обращение с ним. Вообразите, что от человека ожидается какой-либо рациональный ответ, когда используется такой раздражитель, как удар ножом; предсмертные конвульсии его будут слишком далеки от какой бы то ни было беспристрастной, понятной реакции! После нанесения растению ранения ножом Пфеффер наблюдал вытекание сока из раны. Упругий стебель растения он уподобил резиновой трубке, наполненной водой. Истекающий сок, по его мнению, влечет за собой снижение давления, а это в свою очередь влияет на чувствительный орган — листовую подушечку. Этот гидромеханический импульс практически приравнялся им к движению воды в трубке.

Рикка тоже любил применять такой способ раздражения, как ножевое ранение. Он предложил, что ранение дерева вызывает секрецию какого-то возбуждающего вещества, гормона, и что этот гипотетический гормон вместе с соком течет к листьям, возбуждает их и листья опускаются. Это совершенно неправильное приращение теории гормонов, сформулированной Старлингом и Бейлиссом. Авторы ее утверждали, что есть два существенно различных способа связи между двумя удаленными органами: *передача вещества* и *передача движения*. Первый означает медленное движение химически активных жидкостей вместе с током крови у животных, либо вместе с соком у растений. Второй способ передачи — это быстрое проведение возбуждения от одной точки к другой в виде нервного импульса. Эти два способа очень удачно сравнивались с почтовым и телеграфным сообщениями. Различие между двумя скоростями так велико, что смешивать одно с другим непростительно.

Как гидромеханическая теория, так и теория гормонов при подъеме сока основываются на предположении, что рана вызывает либо механически действующее возбуждение, либо секрецию возбуждающего вещества. Можно показать несостоятельность обеих теорий, если удастся продемонстрировать наличие и проведение у растений возбуждения в виде слабых импульсов без всякого ранения. Растение очень чувствительно, и достаточно минимального раздражения, чтобы возник импульс. Единственным оправ-

данием применения ножа для раздражения является ошибочное предположение, что растения значительно менее чувствительны, чем животные, и поэтому требуют раздражения очень большой силы. Это допущение на самом деле совершенно необоснованно, так как мимоза, как уже отмечалось, раздражается электрическим ударом интенсивностью в 10 раз меньшей, чем та, которая требуется для появления ощущения у человека. Без всякого ранения возбуждение передается на значительное расстояние. Только одного этого факта уже достаточно для того, чтобы показать полную несостоятельность как гидромеханической, так и гормональной теорий. Кроме того, ниже я привожу ряд решающих экспериментов, которые полностью опровергают обе теории.

Теория движения сока

Согласно этой теории гипотетический стимулятор доходит до листа вместе с поднимающимся соком. Импульс в этом случае должен всегда идти в том же направлении, как и сок — вверх, но ни в коем случае не вниз, против движения сока. Более того, скорость импульса должна быть такой же, как и скорость движения сока. Я наносил небольшую поверхностную царапину на одну сторону стебля мимозы и нашел, что возбуждение распространяется вверх и вниз одновременно, вызывая опускание листа как выше, так и ниже царапины. При увеличении интенсивности раздражения было обнаружено, что возбуждение идет вдоль одной стороны стебля, достигает вершины листа и затем спускается вниз по другой стороне (рис. 104). Поднимающийся сок не может дать подобных результатов. Проведение возбуждения вверх и вниз по стеблю можно объяснить только наличием особой проводящей ткани, какой является нервная ткань. Проведенные точные измерения показывают, что скорость передачи возбуждения во много сотен раз больше скорости восхождения сока. То, что движение сока не имеет ничего общего с проведением возбуждения, показывает следующий эксперимент. Каплю соляной кислоты наносили на кончик верхнего листа мимозы. Возникший импульс передавался на значительное расстояние вниз против нормального течения сока. Последующий химический анализ показал, что раздражающее вещество не распространялось, а оставалось в точке нанесения.

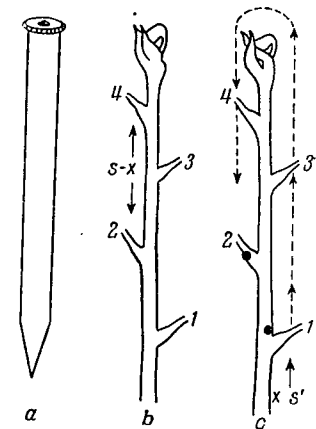


Рис. 104. Действие одностороннего раздражения уколом *a* — игла; *b* — действие раздражения различной интенсивности; *S* — укол, вызывающий иррадирующее вверх и вниз возбуждение; *c* — действие сильного раздражения; *S'* — раздражение правой стороны вызывает импульс, поднимающийся по правой стороне и затем спускающийся по левой

Мы доказали, что ни гидромеханическая теория, ни движение сока не имеют отношения к проведению возбуждения у растений. Теперь приведем некоторые доказательства в пользу того, что проведение в растениях представляет собой распространение протоплазматического возбуждения, подобно передаче в возбужденном нерве животного.

Тесты для нервного импульса

Совершенно очевидно, что на механическое движение воды в трубке не влияет изменение температуры в определенных пределах. Отравление ядом или анестезия не сказывается ни на потоке воды в трубке, ни на проводимости трубки. Но эти же агенты оказывают очень сильное действие на проведение нервного возбуждения. Природа импульса, механического или нервного, определяется несколькими основными тестами.

Если физиологические изменения влияют на скорость проведения, то импульс должен быть нервного характера. Отсутствие такого влияния определяет механический характер импульса.

Есть различные физиологические способы, посредством которых можно задержать или остановить нервный импульс, но на механический импульс они не оказывают никакого влияния.

Вот некоторые из них: 1) при охлаждении проводящих тканей скорость импульса падает, постепенно приближаясь к нулю; 2) отравляющий раствор, приложенный к нерву, надолго выключает его проводящую способность; 3) проводящая способность временно уничтожается при прохождении постоянного тока, так как в этом месте развивается блок и импульс через этот участок не проходит. Прекращение действия тока устраняет блок.

Изменение скорости импульса

Тесты проводятся автоматическим измерением скорости импульса сначала при нормальных условиях, а затем при условиях, которые известным образом изменяют проведение возбуждения в нерве животного. Нормальная скорость определяется при действии электрического тока определенной интенсивности на листовую черешок на известном расстоянии, например, 30 мм от листовой подушечки. Сила удара в последующих экспериментах должна быть постоянной. Резонансный регистратор делает последовательные отметки с интервалами примерно в 0,1 сек. Подсчитывается количество отметок между моментом приложения раздражителя и моментом ответного движения листа, соответствующего подъему кривой. Как видно на рис. 105, интервал между раздражителем и ответом равен 16,2 отметки, цена каждой отметки 0,1 сек. Отсюда интервал составляет 1,62 сек. Чтобы доказать надежность метода, взяты две последовательные записи, которые показывают, что время в обоих опытах при нормальных условиях практически одинаково. Записанное время, включая латентный период исполнительного

органа, — время, ушедшее на включение моторного механизма. Продолжительность латентного периода определяется прямым раздражением листовой подушечки. В данном случае он равен 0,12 сек. Действительное время распространения импульса на расстояние 30 мм равно $1,62 - 0,12 = 1,5$ сек. Скорость импульса равна $30 : 1,5 = 20$ мм/сек. Скорость распространения импульса изменяется в зависимости от условий жизни растения. Она больше летом, чем зимой.

Наблюдался еще один любопытный факт; толстые образцы отвечали на раздражение медленно, тонкие достигали максимального возбуждения в очень короткое время. Такое различие в проведении не известно даже у людей. В тонком листовом черешке скорость может достигать до 400 мм/сек, что составляет 24 000 мм/мин. Скорость импульса у мимозы меньше, чем у высших животных, но она значительно больше, чем у низших животных, как, например, у анодонты. Скорость распространения импульса у растений можно считать средней величиной между этими двумя уровнями развития животных. Скорость передачи импульса у мимозы, как и у животных, в определенных пределах зависит от изменения температуры: подъем температуры примерно на 9°C вдвое увеличивает скорость распространения импульса.

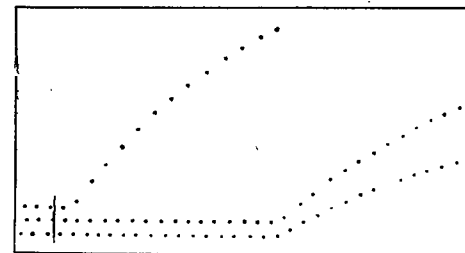


Рис. 105. Определение скорости передачи возбуждения в черешке мимозы

Две нижних записи — ответ на непрямое раздражение на расстоянии 30 мм. Верхняя запись — ответ на прямое раздражение! дает латентный период. Регистратор 10 колебаний в секунду

Остановка импульса физиологическим блоком

Определенный участок нерва, через который должен пройти импульс, можно блокировать, затормозив или остановив импульс (рис. 106).

Блок холодом. Если понизить температуру в участке черешка наложением трубки с холодной водой, время передачи импульса, как показывает запись, удлиняется. Сильное охлаждение ледяной водой уничтожает проводящую способность (рис. 107). Чтобы показать, что охлаждение угнетает проводимость без влияния на возбудимость листовой подушечки, можно подействовать электрическим током прямо на листовую подушечку, которая дает свой нормальный ответ.

В связи с этим вопросом я столкнулся с интересным феноменом паралича проведения в результате действия сильного холода. Паралич длится больше часа, после того как ткань возвращается к нормальной температуре. Известно, что электрическое раздражение является очень эффективным

способом лечения некоторых форм паралича у человека. Я нашел, что пониженная проводимость в парализованном участке черешка может быть быстро восстановлена в норме действием электрической тетанизации на этот участок.

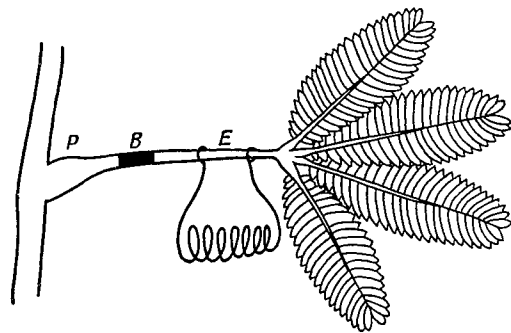


Рис. 106. Различное физиологическое блокирование участка *B*, через который проходит импульс

Блок ядом. Продemonстрируем действие яда на постепенное снижение проводимости. Полоска кожицы шириной в полдюйма была надрезана.

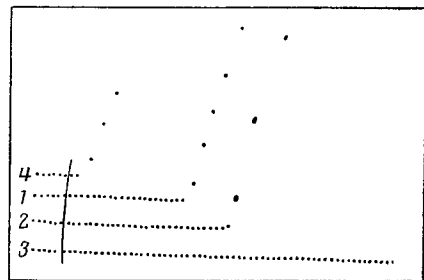


Рис. 107. Замедление и остановка передачи импульса под действием холода

1 — нормальная запись; 2 — замедление при медленном охлаждении; 3 — полное блокирование проведения при сильном охлаждении; 4 — запись прямого раздражения

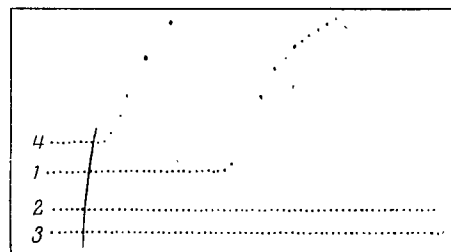


Рис. 108. Потеря проводимости под действием цианистого калия

1 — нормальная запись; 2 — остановка проведения через 5 мин. после обработки; 3 — отсутствие ответа даже при сильном раздражении; 4 — запись прямого раздражения

вокруг опытной части черешка, и это место обрабатывалось отравляющим раствором цианистого калия. Действие было настолько сильным, что проводимость нарушалась на 5 мин. Даже после увеличения интенсивно-

сти раздражителя в восемь раз, ответ не наблюдался. Прямое раздражение листовой подушечки показало, что возбудимость ее не нарушена (рис. 108).

Электрический блок. В случае, описанном выше, проводимость нарушалась постепенно. В нерве животного временный блок создается действием

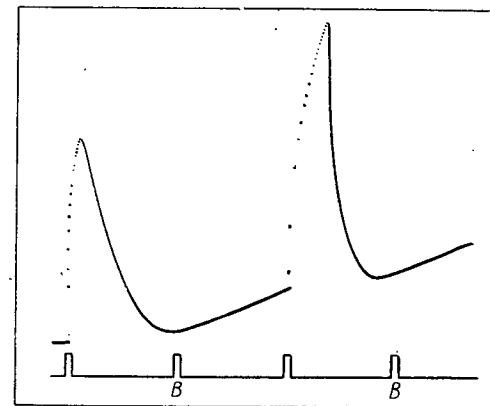


Рис. 109. Запись переданного возбуждения с блока и на блок

Остановка проведения импульса при электротоническом блоке *BB*

постоянного тока на участок, через который проходит импульс. Блок существует до тех пор, пока действует постоянный ток. При прекращении блокирующего тока проводимость немедленно восстанавливается. Точно такой же результат наблюдается на мимозе. Блок накладывался на участок *B* и затем прекращался. Это повторялось дважды и запись (рис. 109) показывает, что передача возбуждения останавливалась всякий раз, когда накладывался блокирующий ток, и восстанавливалась при его прекращении.

Полярное возбуждение электрическим током

Теперь я приведу некоторые доказательства в пользу того, что характер передачи возбуждения одинаков у животных и растений.

Хорошо известно, что электрический ток оказывает специфическое влияние на нерв животного. При замыкании тока возбуждение появляется в той точке нерва, которая лежит под катодом, т. е. там, где ток идет от ткани. При размыкании постоянного тока возбуждение появляется под анодом, т. е. там, где ток входит в ткань. Возбуждение не остается локализованным,

а распространяется, о чем говорит сокращение мышцы. Точно такой же результат можно наблюдать на мимозе и других чувствительных растениях. Я привожу рисунок, показывающий эти эффекты на *Biophytum sensitivum* (рис. 110). Изображение слева показывает возбуждение, возникающее

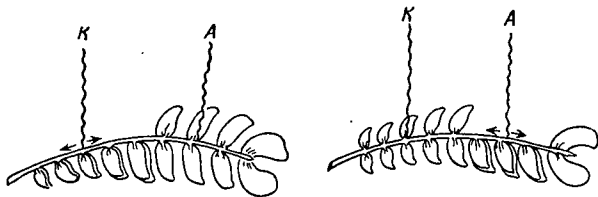


Рис. 110. Слева изображено катодное возбуждение, справа — эффект анодного возбуждения (*Biophytum sensitivum*)

под катодом при замыкании и проводимое в двух направлениях. После ослабления листочков ток выключается и возбуждение возникает под анодом.

Принимая во внимание то, что возбуждение у животных и растений передается от катода к аноду и импульс в обоих случаях одинаково блокируется сильным охлаждением, ядами и электротонусом, напрашивается неизбежный вывод, что передача возбуждения — это неотъемлемая часть физиологических процессов у растений и у животных, и вполне допустимо применить термин «нервная передача», употребляемый для животных так же, как и для растений.

Глава XXIV

ЛОКАЛИЗАЦИЯ НЕРВА

После обнаружения нервного проведения у растений ближайшей задачей стало найти проводящую ткань, установить ее местонахождение. Прохождение импульса вдоль нерва не производит видимого изменения; мы можем обнаружить его лишь по отрицательным электрическим колебаниям, которыми оно сопровождается.

Нерв, который проходит в непроводящей ткани, можно сравнить с электрическим кабелем, окруженным гуттаперчей. В кабеле может быть и один и два проводника. Мы получим сигналы, идущие по кабелю, если введем в него металлическую иглу, соединенную с гальванометром. Никакого ответа мы не получим, пока игла не коснется проводника; степень погружения иглы говорит нам о глубине расположения проводника.

Действуя по такому принципу, мне удалось определить локализацию нерва в непроводящей ткани (рис. 111) с помощью электрического зонда, уже упоминавшегося в предыдущих главах. Дистальный конец черешка мимозы периодически возбуждался при постепенном (по 0,05 мм) погружении зонда в черешок. Сначала не наблюдалось электрических колебаний, говорящих о нервном импульсе. При погружении зонда глубже начали поступать сигналы, и при некоторой глубине погружения они стали наиболее отчетливыми.

Отметим эту глубину погружения. Если погрузить зонд глубже, то электрические колебания исчезают, зонд выходит из проводящей ткани и проникает в непроводящую ткань. При дальнейшем продвижении вглубь снова начинают возникать электрические колебания, которые исчезают при дальнейшем погружении. Таким способом можно определить местонахождение проводящей ткани с точностью до сотой доли дюйма. Эти наблюдения указывают, что проведение возбуждения осуществляется определенной тканью, которую можно назвать *нервом*.

Затем сделаем срез через черешок в точке прохождения зонда, для того чтобы узнать, откуда зонд получает сигналы. Эпидермис ничего не дает, кора также непроводящая ткань, сильные сигналы поступают лишь тогда, когда зонд входит во флоэму.

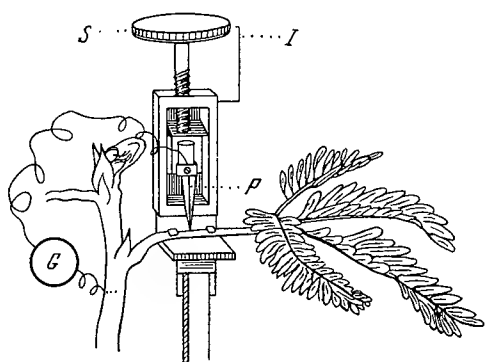


Рис. 111. Электрический зонд для определения локализации нервной ткани в черешке мимозы
P — игла в цепи с гальванометром G; S — винт, при вращении которого игла входит в черешок; I — индекс, определяющий глубину погружения

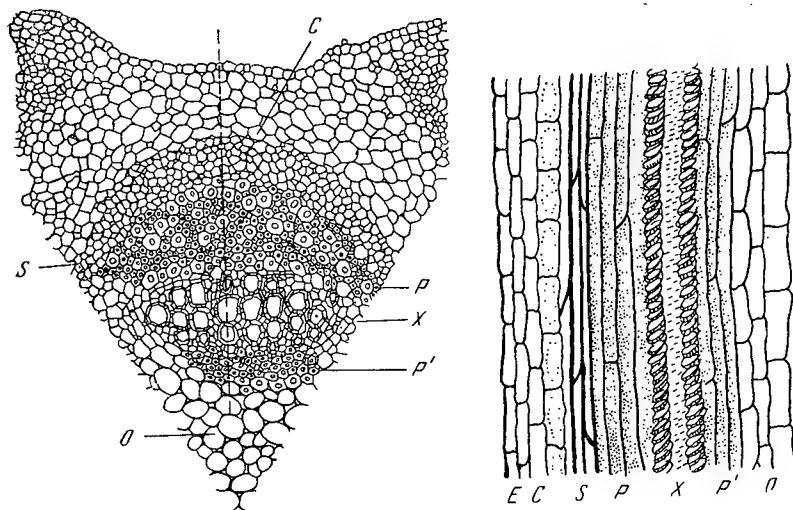


Рис. 112. Поперечный и продольный разрез одиночного сосудистого пучка
Слева — поперечный разрез: вертикальная пунктирная линия указывает прохождение электрического зонда. C — кора; S — склеренхима; P — внешняя флоэма; X — ксилема; P' — внутренняя флоэма; O — сердцевина. Справа — продольный разрез. Отмечены удлинненные трубчатые клетки во внешней и внутренней флоэме (разрез прошел через одну сторону пучка, а не через середину)

По мере того как зонд проходит через ксилему или древесину, сигналы прекращаются, но возобновляются в следующем слое. Проводящая ткань является, таким образом, второй внутренней флоэмой, до сего времени еще не известной физиологам растений.

Итак, мы узнали положение не одного, а двух нервных слоев (рис. 112). Значение этой двойной системы нервов, внешней и внутренней, будет объяснено позже.

Распределение нервов, выявленное окрашиванием

Распределение нервов в растении можно было бы легко обнаружить, если бы удалось найти краску, которая избирательно окрашивает нервные волокна, уже известные нам как проводники нервного импульса. Таким способом можно разделить две соседних системы тканей, имеющие различные функции, или установить сходство функций двух тканей, отделенных одна от другой. Применяя гематоксилин и сафранин, можно окрасить нервную ткань в темно-фиолетовый цвет и отличить ее, таким образом, от других тканей. Этот метод подтверждает результаты, полученные при помощи электрического зонда. Внешняя и внутренняя флоэмы окрашиваются одинаково, указывая на то, что они действительно являются двумя отдельными нервами. В черешке имеется четыре пары подобных двойных тяжей, каждая пара которых берет начало из каждого подчерешка и оканчивается в листовой подушечке.

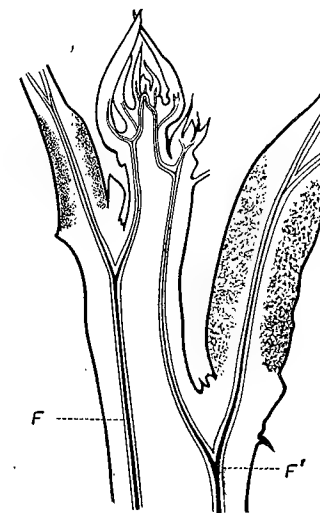


Рис. 113. Непрерывность проведения между стеблем и листьями

Продольный разрез стебля, несущего листья на каждой из сторон. Два входящих пучка F и F' дают боковые ответвления в листья и доходят до верхушки. Двойная флоэма, окрашенная фиолетовым цветом, выделяется на фоне. Листовые подушечки заштрихованы

В самом стебле мимозы имеется два основных противоположащих сосудистых пучка, каждый из которых содержит двойной тяж нервов. От них отходят боковые ветви к листьям, обеспечивающие непрерывность проведения между стеблем и листьями. Импульс, вызванный раздражением стебля, может проходить к листьям, а импульс, возникший в листьях, может проходить в стебель, передаваться к другим листьям и вызывать их опускание. Также нужно отметить, что два главных тяжа проводящей флоэмы встречаются в одной точке в вершине стебля (рис. 113). Это объясняет тот факт, что при умеренно сильном раздражении одной стороны стебля

восходящий импульс проходит через верхушку и становится нисходящим в противоположной стороне стебля (см. стр. 313).

Изолированный нерв растения

Тяж флоэмы в сосудистом пучке мимозы является проводящим возбуждение нервом. Его невозможно отделить от стебля мимозы без того, чтобы не повредить растение на части; удалось, однако, изолировать нерв из стебелька папоротника. Плотный чехол стебелька папоротника осто-

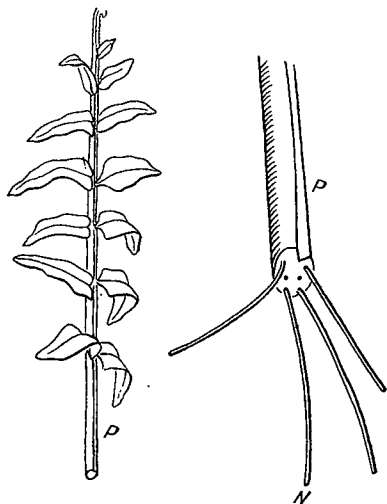


Рис. 114. «Лист» папоротника
Изолированные сосудистые тяжи N показаны
в увеличенном виде на рисунке справа

жно разрушают и, оттянув разрушенную часть в сторону, высвобождают нервные тяжи. Они белого цвета, мягки и удивительно похожи на нервы животных (рис. 114).

Применим теперь метод, обычно употребляемый физиологами животных в опытах с нервами лягушки для изолированных нервов папоротника. Опыты на нерве лягушки ведут с помощью гальванометра, отмечающего электрические колебания, вызванные нервным импульсом. Регистрация электрических колебаний в растительном нерве во всех отношениях похожа на ту же процедуру с животным нервом. Приводимый ниже пример достаточно ясно это иллюстрирует.

Хорошо известно, что нерв, пролежавший некоторое время в бездействии, делается более или менее инертным и что активность такого нерва может быть восстановлена после продолжительного раздражения или тета-

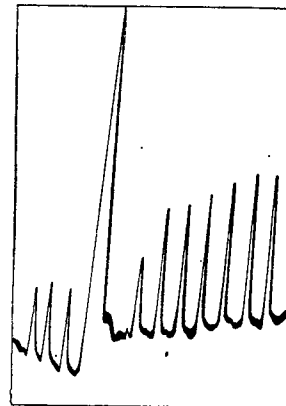


Рис. 115. Увеличение амплитуды реакции нерва лягушки как последствие тепловой тетанизации

Первые три ответа — норма; затем следует короткое тепловое раздражение. Последующие ответы, получаемые от обычного раздражения, усиливаются

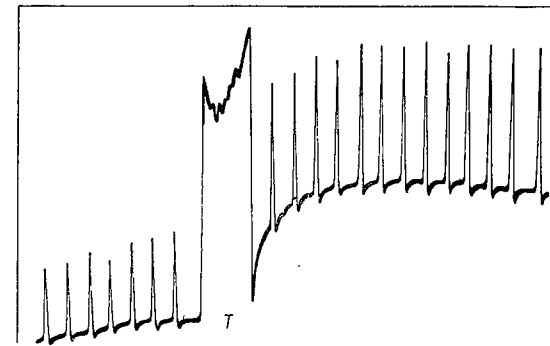


Рис. 116. Фотографическая запись действия тетанизации T, вызывающей усиление нормального ответа нерва папоротника

низации. Слабая реакция инертного нерва на раздражение значительно усиливается после периода тетанизации. Это видно из рис. 115, на котором первые три кривые — ответы инертного нерва лягушки; после тетанизации ответы становятся гораздо более выраженными, чем вначале. С нервом папоротника получаются очень похожие результаты (рис. 116).

Синаптическая мембрана

Непрерывность протоплазмы рассматривалась одно время как основное условие для проведения возбуждения у растений. Но у животных нет непрерывности протоплазматической структуры в соединении нервов, в соединении нейрона с нейроном; разделяющая их мембрана известна под названием синапса. Синапс похож на клапан, пропускающий импульс по нерву в одном направлении гораздо легче, чем в противоположном. Из такого клапана вытекают некоторые другие характерные особенности нервного импульса.

Детальное изучение нервной ткани растения показывает, что она состоит из удлиненных трубчатых клеток, поперечные перегородки которых действуют, как синаптические мембраны.

Проторение пути

Работа клапана облегчается его частым открыванием и закрыванием. Шарниру, заржавевшему от долгого бездействия, необходим не одиночный толчок, а частое употребление, облегчающее его работу. То же самое наблюдается и в передаче нервного импульса, когда «прохождение импульса уменьшает сопротивление, так что повторное применение раздражителя вызывает ответ гораздо легче»¹. Эта характерная черта нервного импульса называется проторением пути, или облегчением в результате многократного действия.

Свойства растительного нерва очень схожи со свойствами нерва животного. Во-первых, хотя импульс и может передаваться по нерву в обоих направлениях, существует все же предпочтительное направление, по которому импульс проходит легче и с большей скоростью вследствие клапано-подобного действия синаптических мембран. Поэтому центробежный импульс передается легче, чем центростремительный.

Итак, проторение пути вызывается предшествующим раздражением. При обычном раздражении проводящая способность образца так низка, что импульс от раздражения, нанесенного листовому стебельку на расстоянии 15 мм от листовой подушечки, не достигает ее. При более сильном раздражении он все-таки проходит к листовой подушечке, но с небольшой скоростью. Следующий же импульс проходит уже по проторенному пути, и прежний слабый раздражитель становится поэтому эффективным.

Мягкая обработка

Последующие наблюдения касаются усиления или ослабления деятельности нерва в результате тренировки или бездействия. Растение, защищенное стеклом от раздражающих воздействий, выглядит свежим и привлекательным, хотя в действительности оно становится вялым и снижает жизнедеятельность. Анатомически нервная ткань присутствует, но она функционально неактивна из-за недостаточного использования.

Очень интересно пробудить у растения в таких условиях усиление проводимости нервов под влиянием раздражения. Сначала проведения не наблюдается; через некоторое время импульсы начинают проходить; повторные раздражения доводят проводящую способность нерва до максимума.

¹ Starling. Principles of Human Physiology, 1920, p. 305.

Так вырисовывается изменение организма под влиянием внешней среды, создание органа, суммирующего действие раздражения. Не подвергающийся раздражению нерв остается пассивным и инертным, раздражение вдыхает в него энергию, повышая его возбудимость и проводимость.

Лист — ловушка раздражений

Существует особый тип раздражающих воздействий, крайне важный для поддержания жизни растения. Для нормальной деятельности внутренних тканей необходимо поддерживать оптимум тонических условий раздражением, которое может приходить только извне. Среди внешних раздражителей, естественным образом действующих на растение, нет более могущественного, чем свет. Все условия благоприятствуют передаче раздражающего действия света внутрь растения по нервному каналу — флоэме сосудистой ткани растения. Пульсация, обуславливающая подъем сока, прекращается, когда растение лишается света, но после освещения удары пульса возобновляются, сок накачивается вновь и жизнь в каналах — артериях начинает бить ключом. Поверхность листа, на которой сосудистые пучки образуют тонкую сеть, служит не только для фиксации углерода из углекислоты воздуха, но и является также местом восприятия возбуждающего действия света, сообщаемого в бесчисленных нервных волокнах и передаваемого затем во внутренние части растения. Сосудистые пучки внутри растения расположены так, что нет ни одного уголка, куда бы не проникло возбуждение, проходящее по этим нервным каналам.

Таким образом, благодаря такой тесной и быстрой связи все части растения сливаются в единое целое. Лишь благодаря существованию нервной системы растение представляет целостный организм, каждая часть которого подвергается практически любому воздействию, выпадающему на долю какой-либо одной его части.

Глава XXV

БОГ СОЛНЦА И ЕГО КОЛЕСНИЦА

Для животного быстрота взаимодействия различных органов — это часто вопрос жизни или смерти; если животное, услышав или увидев, узнает о грозящей опасности, по проводящим нервам быстро побежит к органу движения импульс, который вызывает действие этого органа, позволяющее избежать опасности. Живые существа исключительно чутко относятся к любым раздражениям; если они благоприятны и полезны — они устремляются к ним, если вредны и опасны — убегают от них.

Растения тоже по-разному реагируют на обычное и сильное раздражение. Сильное раздражение опасно для его жизни, и я опишу характерные движения мимозы, которыми она ускользает от источника сильных раздражений.

Я расскажу о позе, принимаемой растением в целях лучшего поглощения благоприятного раздражения. Уже не раз подчеркивалось, что свет необходим для ассимиляции растением углекислоты; максимальное поглощение света происходит при таком положении поверхности листьев, когда оно перпендикулярно падающим лучам. Такая ориентация называется диагелиотропной позицией листьев.

Фотографии некоторых растений, растущих в моем саду (рис. 117), иллюстрируют эти поиски света листьями. В середине — изображение подсолнечника, посаженного у стены так, что свет падал на него только с востока. Листья, отмеченные цифрами 1 и 3, поворачивались вправо или влево, чтобы поверхность листовой пластинки была под прямым углом к падающим лучам света.

На правом рисунке изображена приспособительная ориентация другого подсолнечника, росшего на открытом месте. Утром он глядел на восток и его листья были обращены к солнцу. После полудня растение начинало поворачиваться на запад и листья точно копировали движение в том же направлении. Эти движения повторялись растением до определенного возраста ежедневно.

На рисунке слева представлено еще более удивительное приспособление листьев мимозы. Мимоза, посаженная в горшке, была выставлена на



Рис. 117. Двойное гелиотропическое регулирование положения листьев
a — у *Mimosa pudica*; b — у *Helianthus annuus*; c — у другого образца *Helianthus*
(сфотографий)

северную сторону. Оказалось, что листья со стороны света поднялись и расположили свои черешочки перпендикулярно лучам света. Боковые листья изогнулись так, что их черешочки тоже стали под прямым углом к свету; причем черешочки с правой и с левой сторон претерпели противоположное вращение. После того как листья заняли такую позицию, горшок с растением перевернули на 180°. Это вызвало новую ориентацию растения, продолжавшуюся 20 мин., за которые растение снова повернулось под прямым углом к лучам света. В результате нового вращение листочков растение вернулось полностью в прежнее положение.

Под лучами солнца

Чем же вызваны и как осуществляются эти движения? Листья поворачиваются, чтобы погреться на солнце. Что происходит, если мы поворачиваем ладонь к солнцу? Для того чтобы осуществить это движение, весь сложный комплекс мышц руки приходит в действие, производя вращательное или поступательное движение. В листе подобный комплекс движений сократительного органа, листовой подушечки, вызывается действием света.

Для наблюдений в качестве объекта лучше взять мимозу, у которой подвижность листовой подушечки достаточно хорошо выражена. Обычно думают, что механизм движений листа прост и позволяет делать движения только в одной плоскости вверх и вниз. Однако результаты наших опытов

показывают, что это не так: механизм листа способен производить довольно сложные движения не только вверх и вниз, но также и повороты направо и налево.

Можно рассматривать листовую подушечку как состоящую из четырех секторов: левого и правого, верхнего и нижнего, обозначенных соответственно цифрами 1, 4, 3, 2 (рис. 118). Если локально раздражать квадрант 1 слабым

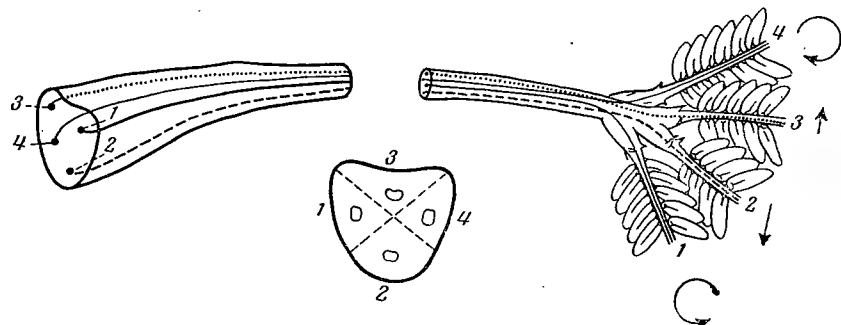


Рис. 118. Расположение четырех нервных волокон из четырех подчерешков в подушечке (*Mimosa pudica*)

Нижний рисунок представляет схематический разрез листовой подушки с ее четырьмя секторами. Секторы 1 и 4, которые осуществляют лево- и правостороннее скручивание в нерве, соответственно связаны с 1 и 4-м подчерешками. Нижний эффектор 2 связан со 2-м подчерешком, ответ которого обуславливает быстрое движение вниз. Верхний сектор 3, связанный с 3-м подчерешком, ответ которого вызывает медленное движение вверх

электрическим током или пучком света, лист отвечает не опусканием, а вращением влево. Если раздражение перенести на правый квадрант 4, то оно вызывает вращение листа вправо. Раздражение верхнего сектора 3 производит медленный подъем листа, тогда как раздражение нижнего сектора 2 вызывает быстрое движение вниз. Благодаря таким «мускульным» ответам четырех квадрантов, листья, прикрепленные к четырем черешочкам, становятся похожими на флажки. Если эти зеленые листья закрыть от света и если солнечный свет с востока будет освещать правый квадрант 4, то они целиком поворачиваются направо, к востоку, под прямые лучи солнца, от которых они закрыты. С другой стороны, если солнечный свет с запада осветит левый квадрант, изгиб происходит в противоположную сторону и листья поворачиваются к западу.

Все это касается вращательных движений, вызванных прямым раздражением двигательного органа светом. Но в естественных условиях листовая подушечка скрыта от прямого света в тени листочков. Как же лист поворачивается к свету, если двигательный орган не может воспринимать прямые раздражения? Ответ прост: листовая подушечка получает раздражения от листочков.

Нервная связь между листом и листовой подушечкой

Я показал уже¹ что существует определенная нервная связь между четырьмя черешочками и четырьмя квадрантами. Действие умеренного электрического раздражения на левый черешочек порождает нервный импульс, который, достигнув левого квадранта 1, вызывает его характерный ответ, а именно — левовращательное движение. Подобным образом раздражение правого черешочка вызывает вращение вправо. Раздражение средних черешочков производит движение листа вверх — вниз. Такие же результаты получаются при раздражении черешочков, несущих листья, не электрическим током, а светом.

Мотылек на привязи

Если человек на лодке гребет только одним веслом, лодка крутится на месте, если двумя веслами с одинаковой силой, лодка движется прямо вперед. Если привязать мотыльков на тонких ниточках, не мешающих свободному полету, то можно видеть, что все они устремятся к свету. Это случится потому, что оба глаза мотылька будут одинаково раздражаться светом и нервный импульс, переданный к крыльям, заставит их действовать с одинаковой скоростью и силой. Поверните одного из мотыльков боком к свету и один его глаз будет получать более сильное раздражение, чем другой; это заставит мотылька повернуться так, чтобы оба глаза были одинаково освещены. Лист ведет себя подобно привязанному мотыльку, который все время поворачивается к свету.

Косой луч света, падающий на один из черешочков растений, скажем, на первый номер, вызывает вращение до тех пор, пока четвертый черешочек листа не осветится также равномерно, но раздражение самого черешка будет поворачивать лист вправо, противодействуя первому типу движения. Два противоположных ответа окажутся уравновешенными, когда два черешочка будут одинаково освещены, что произойдет при перпендикулярном расположении их к свету. Боковые перемещения листа в целом обусловлены, таким образом, двумя внешними черешочками — первым и четвертым. Уравновешивание положения движениями вверх и вниз происходит в ответ на нервное возбуждение, передаваемое двумя средними черешочками. Ясно, что равновесие возможно лишь тогда, когда листовая поверхность, составленная листочками четырех черешочков, одинаково освещена. Это может быть лишь в случае перпендикулярного положения всей листовой поверхности к падающим лучам света. Следовательно, лист ориентируется в пространстве благодаря координирующему действию четырех нервных импульсов, возникающих

¹ The Dia—Heliotropic Attitude of Leaves as Determined by Transmitted Nervous Excitation. — Proceedings of Royal Society, B., 1922, v. 93, p. 153.

в воспринимающей свет части листа и действующих через четыре двигательных сектора листовой подушки.

Четыре брата, почитающих солнце, связаны одним обетом: каждый из них, как бы хорошо ему не было, поделится с другими ради общего движения. Представим их обращенными лицами к небу. Солнце, восходящее на востоке, коснется лучами брата, лежащего справа, он тут же пошлет импульс, вызывающий вращательное движение, в свой сектор листовой подушечки, и тот не только повернет к солнцу своего повелителя, но и всю группу прямо к солнцу. Если листочек слишком далеко повернется, четвертый собрат выправит положение своим импульсом.

Итак, Гелиос, бог солнца — источник движения на земле всех живых существ. Это он поднимает нас каждый день по утрам, поднимает воду до вершин Гималаев, заставляет течь наши реки и вызывает дуновение ветра. В своей грандиозной работе он не забывает даже маленького листика: спускается и обогревает его. Четыре нерва в листе, это как бы его поводья, управляя которыми можно уменьшать и увеличивать количество тепла и тем самым поворачивать лист вправо или влево.

Глава XXVI

ОБНАРУЖЕНИЕ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ У РАСТЕНИЙ

Когда ребенок попадает пальцем в огонь, то рука автоматически отдергивается прежде, чем он осознает ожог и закричит. Это действие осуществляется посредством замечательного механизма рефлексов. Сильное возбуждение от ожога ведет к возникновению входящего, сенсорного, или афферентного, импульса, который, достигая нервного центра, отражается и преобразуется в уходящий моторный, или эфферентный, импульс; этот импульс, двигаясь вперед по новому направлению, вызывает быстрое отдергивание руки — непроизвольное и автоматическое действие. На одной из моих лекций в Лондоне опоздавший, не видя свободных мест, сел на то, что показалось ему пригодным для сидения, и моментально вскочил: это была труба с горячей водой! Вот был неожиданный наглядный пример рефлексного действия!

Схематическое изображение рефлексной дуги с нервным центром представлено на рис. 119. *S* — это сильный раздражитель, который действует на поверхность кожи; чувствующий нерв проводит афферентный импульс *A* к нервному центру *NC*; импульс отражается и уже в качестве эфферентного импульса *E* идет по моторному нерву, вызывая сокращение мышцы *M* на конце рефлексной дуги. Два нерва, афферентный и эфферентный, хотя и различны, проходят рядом и образуют так называемый смешанный нерв.

Я попытался обнаружить подобное устройство в листе мимозы. Оказалось, что имеется четыре сосудистых пучка, посредством которых осуществляется тесная связь четырех черешочков с черешком. Исследования при помощи электрического теста показали, что каждый сосудистый пучок содержит два нервных пути — один внешний, другой — внутренний и поэтому

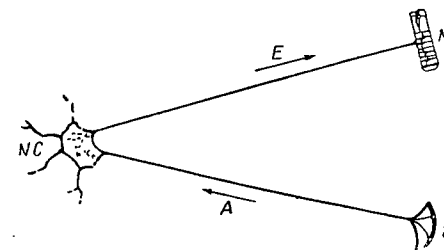


Рис. 119. Схема рефлексной дуги у животного

относительно более защищенный. Существование двух нервных путей в каждом пучке было далее доказано путем избирательного окрашивания. Какова же цель такого раздвоения?

Для выяснения этого вопроса раздражение прикладывалось к одному из черешочков, скажем к левому, и сила раздражения постепенно, шаг за шагом, увеличивалась. Наиболее просто и доступно достичь этого, увеличивая силу ударов электрического тока с помощью индукционной катушки. Когда раздражение слабое или средней силы, ответом, как уже говорилось, будет вращательное движение в левую сторону. Только когда сила раздражения будет увеличена, появится новый комплекс явлений.

Проследим за ходом импульса, возникшего под действием раздражения средней силы, приложенного к левому черешочку. Прохождение импульса вдоль по черешочку внутрь проявляется в последовательном свертывании листочков в вертикальном направлении. Развернутые листочки обычно ярко-зеленые, после же прохождения импульса сомкнувшиеся листочки покрываются слабыми седыми полосами. Когда импульс достигает листовой подушки черешочка, это заставляет черешочек двигаться вбок по направлению к своему ближайшему соседу. Прохождение импульса по главному черешку ничем не отмечается, но момент его вхождения в листовую подушечку знаменуется опусканием листа. Время, необходимое афферентному импульсу для достижения листовой подушечки, определяется интервалом между свертыванием внутренней пары листков и опусканием листа.

Работа, проделанная афферентным импульсом, на этом не кончается; он превращается в листовой подушечке в импульс, который идет по новому пути — в противоположном направлении. Этот новый импульс достигает периферических областей, и направление его движения, обратное движению первого импульса, сопровождается последовательным смыканием листков второго черешочка, происходящим в обратном направлении (рис. 120). Отсюда ясно, что в листе мимозы находится рефлекторная дуга. Афферентный нерв можно назвать чувствительным, эфферентный — двигательным.

Измерение промежутка времени между опусканием листа и смыканием внутренней пары листков второго черешочка дает скорость двигательного импульса, которая значительно отличается от скорости чувствительного импульса. Мы обнаружили, что эти два импульса проводятся различными нервами: афферентный, или сенсорный, импульс идет по внешнему, а эфферентный, или моторный, по внутреннему нерву. Это и есть ответ на вопрос (стр. 321) о значении присутствия двух нервов в одном сосудистом пучке.

При достаточно сильном раздражении первого черешочка возникшее возбуждение распространяется во все стороны и все черешочки отвечают последовательно, друг за другом. Эта характерная черта нервной реакции мимозы на увеличившуюся интенсивность раздражения удивительно похожа на нервную реакцию у животных, где увеличившаяся сила раздражения дает возможность импульсу иррадиировать по многим нейронам и вызвать, таким образом, реакцию многих областей.

Изучение временных отношений этих рефлексов показывает, что существует определенный промежуток времени, порядка нескольких секунд, между прибытием сенсорного импульса в листовую подушечку и выходом из нее моторного импульса. Это — потерянное время рефлекса, это время перехода импульса внутри листовой подушечки с афферентного нерва на эфферентный, указывающее на сопротивление, которое надо преодолеть. Подобные условия известны для нервного центра животного, где блок полностью устраняется введением стрихнина. Мы обнаружили, что стрихнин оказывает сходный эффект на мимозу; обработка разбавленным раствором алкалоида уничтожает блок.

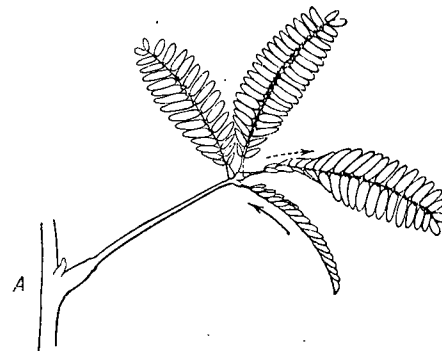


Рис. 120. Схема, иллюстрирующая отражение импульса

У животного существенная разница между сенсорным и моторным импульсами состоит в том, что один движется по направлению к центру, а другой — от центра. Трудно сказать, движутся они с одинаковой или разной скоростью. У растения же эти две скорости можно измерить сравнительно легко, и удивительно, что уходящий, моторный, импульс оказывается наиболее быстрым. Скорость нервного импульса (если сравнить ее со скоростью всякого движения по инерции) должна уменьшаться с пройденным путем, и надо бы думать, что после прибытия сенсорного импульса в центр, скорость отраженного импульса уменьшится, так как он проходит более длинный путь: вместо одной длины черешка — путь в два раза больший. Наши наблюдения, однако, показали, что скорость уходящего, моторного, импульса по крайней мере в 6 раз больше скорости входящего, сенсорного. Превращение сенсорного импульса в моторный в рефлекторной дуге поэтому означает не просто перемену направления, но и больший расход энергии центром, благодаря чему моторный импульс становится гораздо сильнее, чем слабый сенсорный, вызвавший его.

Отсюда должно быть ясно, что центр несет специфическую исполнительную функцию и что в нем имеется значительное количество энергии. Сенсорный импульс, приходя в центр, как бы спускает курок, и пуля — моторный

А — умеренное раздражение черешка 1 дает афферентный импульс, вызывающий падение листа (не показано на рисунке). Афферентный импульс отражается из листовой подушки как эфферентный импульс, вызывающий ответ листочков на черешочке 2. Афферентный импульс изображен непрерывной стрелкой. Эфферентный импульс изображен прерывистой стрелкой

импульс — начинает двигаться с большой скоростью в результате сообщения ей энергии взрыва. Теперь мы покажем, как главная функция моторного импульса подготавливает внешние органы к встрече с опасностью. Непрекращающаяся бдительность и, при необходимости, немедленное действие — вот условие благосостояния растения, и любая дисгармония нарушает это благосостояние.

Умеренное раздражение, как было объяснено ранее, способствует благосостоянию растения, сообщая организму тонус. Сильное же раздражение вредно отражается на жизни растения. Давайте посмотрим, как умеренное и сильное раздражение действует на поведение животного. Если легко потрепать котенка, то он вытягивается, мурлычет от удовольствия и прижимается к обласкавшему его человеку. Если же изменить силу раздражения, природа ответа претерпевает радикальное превращение. Вместо вытягивания мы видим резкое сокращение, вместо игривого мурлыкания — сердитое шипение, вместо прижимания — быстрый бросок в открытую дверь. Если дверь закрыта, животное спасается под диваном. Так же изменяется поведение мимозы при умеренном и сильном раздражении. Раздражение светом благоприятно для растения, и растение располагается так, чтобы получить наибольшее количество света. Но когда свет настолько сильный, что начинает жечь растение, то в центр как сигнал об опасности, приходит чувствительный импульс, и центр посылает к внешним органам — листьям — приказ о немедленном опускании.

Стелющийся стебель

В тропиках *Mimosa pudica* — это обычное растение, покрывающее обширные пространства. Стелющийся стебель несет многочисленные листья, так что целые области кажутся сплошным зеленым ковром. Опасность, угрожающая жизни растения, исходит от пасущегося скота; при его нашествии растение внезапно опускает листья. Предполагали, что это движение листьев служит для отпугивания скота. Но ведь у коровы слишком мало сообразительности, чтобы заметить слабое движение листьев мимозы и тем более испугаться. Но в некоторых случаях нервный рефлекс может служить охраной растению. Если один из черешочков раздавлен или сломан, возбуждающий импульс немедленно передается по всей длине растения. Что касается поведения отдельного листа, то афферентный, или сенсорный, импульс вызывает его опускание, так что он склоняется к земле. Рефлексы в центре порождают моторные импульсы, заставляющие все четыре черешочка сблизиться друг с другом, а все листки на них — сомкнуться. Ничто не может быть удивительнее этой быстрой перемены, в результате которой пышный зеленый ковер превращается в тонкие линии скучного серого цвета, незаметные на серой однотонной почве. Подобно котенку, прячущемуся под диван, растение хочет избежать опасности, делаясь невидимым!

Глава XXVII

КОНТРОЛЬ НЕРВНОГО ИМПУЛЬСА И ОЩУЩЕНИЯ

Вопрос о том, как мы связаны с внешним миром, как сигнал внешнего мира превращается в ощущение, представляет собой одну из величайших загадок. Наши органы ощущения подобны многочисленным антеннам, которые ловят различные сигналы из внешнего мира. Если проанализировать их действие, то окажется, что они посылают сигналы вдоль различных нервных каналов. Эта импульсная сигнализация, вызываемая либо механическим раздражением, либо волнами эфира, воспринимается нами как прикосновение звук или свет. Более того, эти приходящие сигналы могут вызывать у нас либо приятные, либо неприятные ощущения. Качество ощущения часто зависит от интенсивности воспринимаемого сигнала. Хорошо известно, что легкое прикосновение или небольшое изменение интенсивности света, тепла или звука вызывает приятные ощущения, а очень сильные импульсы той же самой природы вызывают чрезвычайно неприятные или даже болезненные ощущения. Интенсивность импульса зависит от двух факторов — силы внешнего импульса и состояния проводящей структуры. При нормальных условиях очень слабое раздражение вызывает слишком слабый импульс, который остается подпороговым. Усиление раздражения вызывает соответствующее ощущение, еще не неприятное, а очень сильное раздражение вызывает сильную реакцию болезненного характера.

Таким образом, наше ощущение зависит от интенсивности нервного возбуждения, достигающего центрального органа. Мы, люди, ограничены несовершенством наших чувств и в то же самое время сверхчувствительностью. Много ускользает от нас из-за недостаточной силы импульса, не вызывающего у нас ощущения. Но внешние импульсы могут быть такими сильными, что превратили бы нашу жизнь в сплошную боль. Имеем ли мы хоть малую власть над внешним миром, возможно ли регулировать нервный импульс так, чтобы в одном случае проявлять сверхчувствительность, а в другом — подавлять или прекращать импульс? Что может сказать наука по этому поводу? Важность этого вопроса требует его скорейшего разрешения.

Нервная цепь

Решение проблемы изменения нервного импульса и вызываемого им ощущения зависит от вскрытия ряда причин, ослабляющих или усиливающих импульс во время передачи. Как это можно сделать?

Дуга рефлекса подобна электрической цепи, где передатчик и приемник связаны непрерывным проводом. Невидимый электрический импульс, посланный вдоль проводника, обнаруживается отклонением стрелки гальванометра. Слишком слабый ток не вызывает отклонения стрелки; с увеличением силы тока увеличивается и отклонение; при чрезмерной силе тока стрелка гальванометра уходит за шкалу.

Подобные эффекты наблюдаются в нервной цепи. Для наглядности гальванометр был заменен сокращающейся мышцей. Очень слабое раздражение, приложенное к концу нерва, вызывало только подпороговое раздражение. Различные надпороговые силы вызывали различную степень сокращения. Слишком сильный ток вызывал ненормально сильное сокращение мышцы; величина ответа говорит об интенсивности приходящего нервного импульса.

Проблема нервного контроля

Между электропроводностью металлов и проведением импульсов возбуждения в нерве существует очень большое сходство. В металлах сила проведения постоянна и интенсивность зависит от силы электрического разряда. Если бы проводимость нерва была постоянной, то интенсивность нервного импульса и получающегося ощущения должны были бы целиком зависеть от интенсивности раздражения. В таком случае изменение ощущения оказалось бы невозможным. Но может быть, проводимость нерва непостоянна и способна к изменениям, обуславливающим повышение или понижение сопротивления передачи импульсов? Если бы было доказано, что это так, мы бы сразу пришли к выводу, что ощущение само по себе изменчиво, каким бы не было внешнее воздействие.

Преобразование нервного импульса может идти по любому из двух путей. Мы можем представить себе нервный путь сверхпроводимым, при котором импульс от сверхминимального раздражителя может достигать чувствительной поверхности. В другом случае мы можем блокировать сильный болевой импульс, делая нерв непроводящим.

Под действием наркотиков нерв становится непроводящим и поэтому мы не чувствуем боли. Но такими героическими мерами мы пользуемся только при экстренных случаях, например, когда лежим под ножом хирурга. В повседневной жизни мы сталкиваемся с неприятностями без такой предварительной подготовки. Очевидным преимуществом телефона является то, что мы можем разъединить связь, положив трубку, когда разговор становится неприятным.

Как известно, государственные политические деятели часто прибегают к такой удобной глухоте. Но ведь это просто притворство для избавления

от неприятных посетителей, продолжающих надоедать. Мало мужества было у мистера Герберта Спенсера, который открыто затыкал уши, когда собеседник становился утомительным.

Молекулярная передача импульса

Колебания, вызываемые раздражением нервного рецептора, посылаются внутрь от точки к точке проводящего волокна в результате молекулярного сдвига. Представьте себе цепочку касающихся бильярдных шаров. Удар по первому шару передается второму, третьему и так далее, до тех пор, пока последний шар не выйдет из состояния покоя и начнет двигаться. Ни один из других шаров не сдвинется со своего места. Подобным образом и каждая частица нерва передает импульс дальше, оставаясь в то же время на своем месте.

Очевидно, проводимость, зависит от частиц, по которым посылаются импульсы. Вообразите себе две последовательные связи в одном нерве под действием сходных раздражителей; если подвижность частиц будет повышаться при определенных воздействиях, импульс будет более быстрым и интенсивным. Наоборот, при снижении подвижности проводимость частиц ослабляется до полного затухания. Подвижность частиц и сила передачи повышаются от тренировки. Невозбужденный нерв пассивен и инертен, но под действием раздражителя становится энергичным и высокопроводимым. Стимуляция мыслью повышает силу мысли.

Интенсивность нервного импульса, вызывающего ощущение, таким образом, не только определяется силой возбудителя, но преобразуется переменной состоянием нервных частиц.

Зависимость прохождения нервного импульса от ориентации молекул

Дальнейшее рассуждение ведет нас от простого распространения молекулярного возмущения, составляющего импульс, к ускорению или задержке импульса в зависимости от расположения молекул. Вместо ряда шаров представим себе ряд стоящих книг. Удар по правостоящей книге вызовет падение всех книг справа налево. Если поставить книги с небольшим креном влево, то они начнут падать даже от слабого толчка, причем процесс падения будет ускоряться справа налево от первой до последней книги. С другой стороны, наклон в обратном направлении будет тормозить или задерживать процесс падения, который мы уподобляем импульсу. Можно ли создавать противоположные типы начального расположения молекул в нерве так, чтобы в одном случае минимальный раздражитель эффективно передавался и достигал сенсорной области, а в другом — интенсивная волна сильного импульса затормаживалась бы на своем пути и останавливалась. Эти теоретические рассуждения должны теперь подвергаться экспериментальной проверке.

Молекулы нерва при получении первого сигнала должны перестраиваться благоприятно или неблагоприятно для прохождения импульса. Это можно вызвать действием электрического тока полярного характера. Оно доказано тем фактом, что во время прохождения тока через трубу с водой слева направо водородные атомы поворачиваются вправо, при перемене направления тока они поворачиваются влево. Молекулы нерва во время прохождения электрического тока могут быть ориентированы подобным же образом. так чтобы либо благоприятствовать, либо противостоять нервному импульсу.

Полученные нами результаты чрезвычайно интересны. Создавая в нерве растения благоприятное расположение молекул, мы получали чрезвычайно сильный ответ на слабое подпороговое раздражение. Наоборот, сильное возбуждение, вызванное соответствующими раздражителями, прекращалось из-за неблагоприятного расположения молекул в нервной ткани. И это происходит не за счет сильного тока. Каково же было мое удивление, когда я подобным же способом изменял по желанию расположение молекул экспериментальные лягушки отвечали на раздражители, которые ранее были для них подпороговыми. С другой стороны, ярко выраженная спазма при нанесении сильнодействующей соли NaCl была сейчас же устранена, как по маговению волшебной палочки, созданием противоположного расположения молекул¹.

Сила непосредственного волевого контроля

Предыдущие эксперименты показали, что полярным действием электрического тока в нерве можно создать два различных типа расположения молекул, которые будут ускорять или замедлять пробегание нервного импульса. Естественно возникает вопрос, не является ли природа воли чем-то подобным этому феномену.

Мы пока еще не можем исследовать строго научно силу воздействия воли на все функции тела. Например, мышечную систему можно подразделить на произвольную и непроизвольную, последняя не подчиняется контролю воли. Однако известны примеры, когда непроизвольные мышцы подвергаются контролю человеческой воли настолько, что автоматические биения сердца можно остановить и снова возобновить. Я видел также снятые в X-лучах фотографии, демонстрирующие нормальную и обращенную перистальтику пищеварительного тракта, вызванную волей. Очень мало выяснено, как многое становится подвластным силе воли, которая увеличивается благодаря практике. Не может быть никакого сомнения, что ориентация молекул, либо благоприятствующая, либо препятствующая прохождению стимула, может создаваться внутренней силой воли. Хорошо известна сила внушения и

¹ The Influence of Homodromous and Heterodromous Electric Current on Transmission of Excitation in Plant and Animal.— Proceedings of Royal Society B., 1914, vol. 88.

влияние внимания и ожидания на восприятие. Следующий пример иллюстрирует роль воли в контроле нервной системы.

Я отправился в экспедицию к границам Гималаев в Кумаун. Жители деревни были в ужасе перед пришедшей из лесов и нападавшей на людей тигрицей, жертвой которой были уже многие. Убийца появлялась даже среди бела дня и спокойно выбирала себе жертву. Когда угасли все надежды на избавление, жители деревни обратились к Калу Сингху, простому крестьянину, у которого был мушкет с фитильным замком. Снабженный этим примитивным оружием и сопровождаемый мольбой своих односельчан, Калу Сингх отправился на рискованное предприятие.

Тигрица оставила убитого ею буйвола в поле и ушла. Поблизости не было ни одного дерева, только низкий кустарник, за которым припал к земле Калу Сингх, поджидая возвращения тигрицы к жертве. Он прождал несколько часов и, когда солнце садилось, тигрица внезапно появилась в шести шагах от него. В страхе он не мог даже навести ружье на цель. Уже потом Калу Сингх рассказывал мне, как он справился со смертельным ужасом: «Я спокойно сказал себе: «Калу Сингх, Калу Сингх, кто послал тебя сюда? Разве односельчане не возложили на тебя свое доверие?» И после этого я не смог больше лежать в укрытии. Я поднялся и тогда случилась странная вещь. Всякая дрожь исчезла, я стал тверд, как сталь. Тигрица, горя глазами и ударяя хвостом, припала к земле для прыжка, только шесть шагов разделяло нас. Она прыгнула — и мое ружье выстрелило в тот же миг, тигрица промахнулась и упала мертвой рядом со мной».

Человек побеждает обстоятельства

В формировании чувства внутренний стимул воли может играть столь же значительную роль, как и внешний стимул. Поэтому благодаря внутреннему контролю нервов характер возникающего чувства может сильно изменяться. Стимул извне не всеобъемлющая доминанта, и человек не пассивный агент в руках судьбы. Он обладает скрытой силой, которая возвышает его. Эта сила покоится в нем до тех пор, пока каналы, соединяющие человека с внешним миром, не будут по его приказу открыты или закрыты. Человек может воспринимать едва заметные сигналы, которые ранее были им невоспринимаемы, или он может настолько уйти в себя, что ни резкие звуки, ни сильный шум внешнего мира не повлияют на него.

От растений к животным ведет долгая лестница жизни. В высоком духовном триумфе мученика, в экстазе святого мы видим все более высокое выражение эволюционного процесса, посредством которого жизнь поднимается над условиями внешней среды и устанавливает свою власть над ними^[21].

Колебание вещества, биение жизни, пульс роста, прохождение импульса и порождение ощущения — как различны эти процессы и как все же они сходны между собой! Как странно то, что колебание при возбуждении в нервном веществе должно быть не только передано, но и изменено и отражено

как в зеркале в различных проявлениях жизни. Что из двух более реально: материальное тело или независимое от него воображение? Что из них нетленно и что лежит за пределами смерти?^[22]

Многие народы в прошлом поднимались и завоевывали власть над миром. Несколько обломков в земле — вот все, что осталось от великих династий, властвовавших какой-то период. Есть, однако, нечто другое, что находит свое воплощение в вещах. Оно меняется, но не погибает — это пламя мысли, передаваемое из поколения в поколение. Не в вещах, а в мыслях, не в обладании или даже приобретении, а в идеалах следует искать семена бессмертия ^[23].

ПРИЛОЖЕНИЯ



**ДЖАГДИШ ЧАНДРА БОС
И ЗНАЧЕНИЕ ЕГО ИССЛЕДОВАНИЙ В РАЗВИТИИ
МАТЕРИАЛИСТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ РАЗДРАЖИМОСТИ РАСТЕНИЙ**

А. М. Синюхин

Джагдиш Чандра Бос (1858—1937) — выдающийся индийский естествоиспытатель, один из замечательных деятелей индийской и мировой культуры, родоначальник современного естествознания в Индии. Как отмечал К. А. Тимирязев, имя Дж. Ч. Боса «знаменует новую эпоху в развитии мировой науки»¹.

В начале творческого пути он выполнил большую серию опытов, способствовавших утверждению электромагнитной теории света. Его классические труды в области физиологии растений сыграли большую роль в создании материалистического учения о раздражимости живых систем.

Современники были удивлены тем, что в отсталой колониальной стране ученый смог с таким ювелирным искусством и смелостью произвести эксперименты в области физики, физиологии растений и биофизики. В те времена в Индии самостоятельных научных исследований почти не проводилось. Дж. Ч. Бос с большой настойчивостью и упорством ставил оригинальные опыты, в методическом отношении не уступавшие исследованиям, проводившимся в европейских лабораториях. Более того, Бос создал научно-исследовательский институт, который не только готовил национальные кадры, но в нем проходили стажировку зарубежные ученые, желавшие освоить оригинальные методы и воспроизвести эксперименты, осуществленные в Индии.

Национально-освободительное движение 1857—1859 гг. вызвало творческий порыв индийского народа, способствовало дальнейшему развитию культуры. В этот период Дж. Ч. Бос много сделал для просвещения, организации научной работы и распространения точного естествознания в своей стране.

Дж. Ч. Бос родился 30 января 1858 г. в деревне Радикхал в Викрампуре (Бенгалия). Его отец, Бхагаван Чандра Бос, был активным общественным деятелем. Он стремился привить сыну трудовые навыки и дать ему широкое

¹ К. А. Тимирязев. Сочинения, т. 8, 1939, Сельхозгиз, стр. 204.

образование. Впоследствии Дж. Ч. Бос вспоминал, что его отец устраивал ремесленные и технические школы, в которых «изобретательные способности его ума получили первый толчок»². В отличие от других детей, принадлежавших к привилегированному сословию, Бос получил начальное образование не в привилегированной школе, а в местном училище, где учились дети простых крестьян, рыбаков и ремесленников. Это был прогрессивный шаг со стороны отца Дж. Ч. Боса — депутата магистрата. «В вопросах воспитания, — вспоминал Дж. Ч. Бос, — у моего отца были вполне определенные взгляды, которые только теперь получили должную оценку... Моими товарищами были простые дети ремесленников и тех, кто, как теперь принято считать, принадлежал к угнетенным классам. От тех, кто обрабатывает землю... от детей рыбаков, передававших рассказы о странных существах, населяющих неведомые глубины могучих рек и стоячих водоемов, я впервые получил уроки того, что называется мужеством. От них я также научился любить природу»³.

Дж. Ч. Бос очень высоко ценил желание отца обучать его в родной школе, где лучше всего можно освоить богатство национальной культуры. Впоследствии он писал: «Мне предстояло учиться родному языку, думать по-своему, наследовать нашу национальную культуру через посредство нашей литературы, и, таким образом, я должен считать себя частицей народа и никогда не ставить себя в двусмысленное положение какого-то превосходства»⁴.

В воспитании Дж. Ч. Боса большую роль сыграла мать, Бамасундари Бос, которая тоже учила его любить родину и народ. «Когда я приходил домой со своими товарищами, мать ожидала нас. Она была правоверной последовательницей индуизма, однако «неприкасаемость» некоторых моих школьных товарищей не вызывала в ней какой-либо неприязни. Она приветствовала и кормила их всех, как собственных детей»⁵.

По окончании начальной школы Дж. Ч. Бос поступил в колледж в Калькутте. Среди преподавателей колледжа был талантливый педагог — физик Лафонт, который научил его любить свой предмет⁶.

Родители Боса хотели, чтобы их сын был ученым, и категорически возражали против его поступления на административную работу. «Когда я пожелал ехать в Европу и готовиться к экзаменам на право государственной службы в Индии, — вспоминает Дж. Ч. Бос, — отец запретил мне и думать о такой деятельности»⁷.

По окончании колледжа в 1880 г. он поступил на медицинский факультет Лондонского университета, где заинтересовался биологией, с которой ранее

² Indian scientists. Biographical sketches with an account of their researches, discoveries and investigations. Madras, 1929.

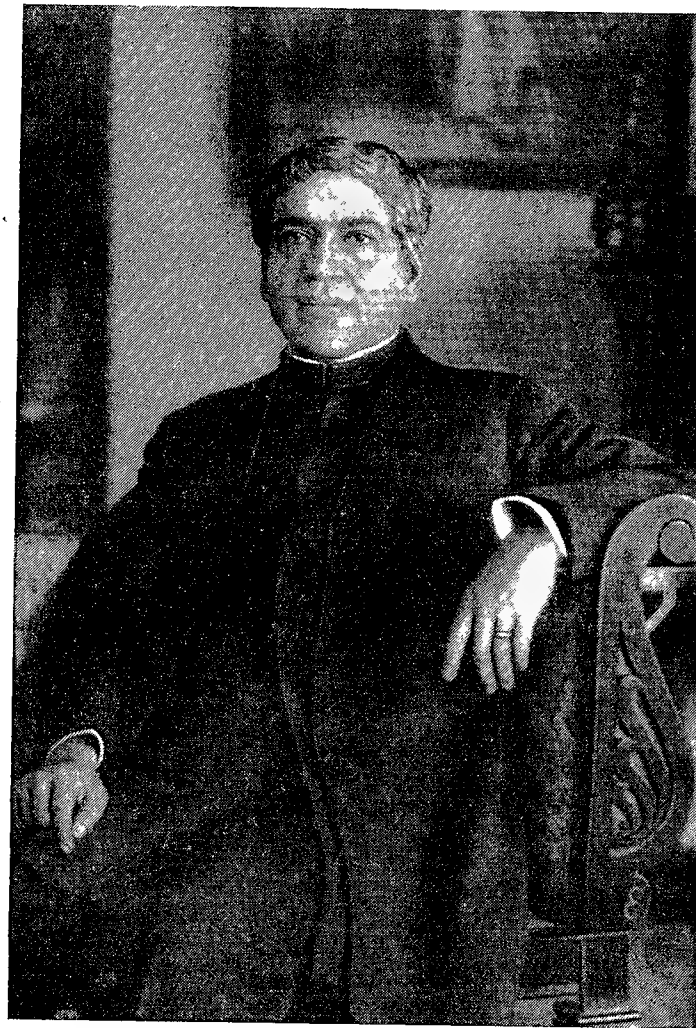
³ Там же, стр. 7.

⁴ Там же, стр. 29.

⁵ Там же, стр. 9.

⁶ М. И. Радовский. Дж. Ч. Бос. — В кн.: Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. Изд-во Восточной литературы, 1959.

⁷ Indian scientists, p. 121.



ДЖАГДИШ ЧАНДРА БОС

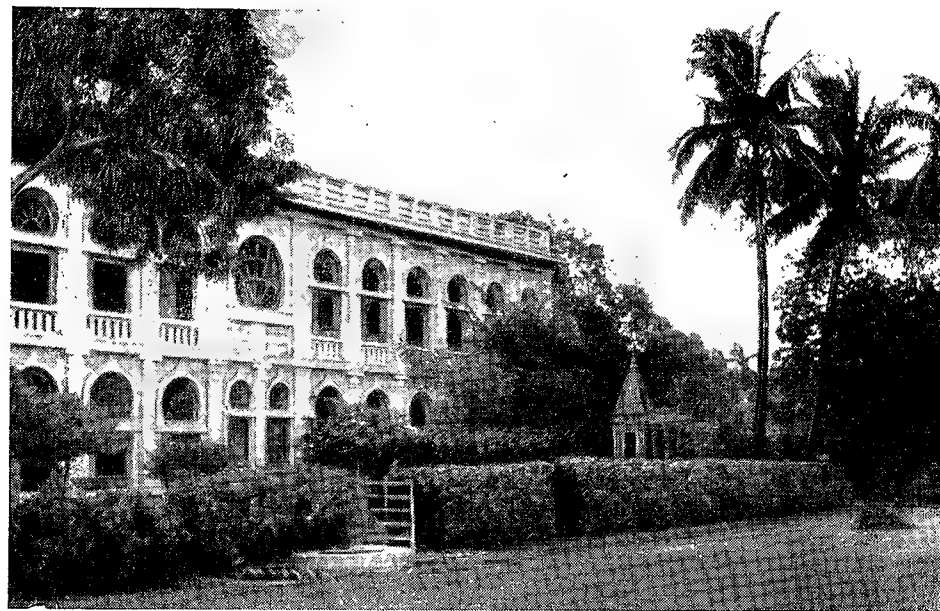
не был знаком. Дж. Ч. Бос вспоминал, с каким «трепетным волнением» он изучал зоологию. Однако вскоре он заболел малярией и переехал в 1881 г. в Кембридж. В Кембридже на молодого Боса особое влияние оказали Дж. У. Рэлей и Френсис Дарвин. Дж. У. Рэлей был преемником Дж. Максвелла по кафедре физики Кембриджского университета. У него были превосходно поставлены экспериментальные исследования. С 1879 г. Рэлей становится директором и профессором Кавендишской лаборатории, с 1887 г. — профессором Британского Королевского института. Рэлей работал во многих направлениях общей физики, но наибольшее количество работ выполнено им по колебательным и волновым процессам в акустике, по оптике и электрическим явлениям. У Рэрея молодой Бос сформировался как превосходный экспериментатор; здесь он начал первые самостоятельные научные исследования. Для молодого ученого появилась возможность остаться работать в Англии, но он отказался и вернулся в Индию.

Крусь физиологии растений Дж. Ч. Бос слушал у Френсиса Дарвина, сына великого биолога. Ф. Дарвин принимал непосредственное участие в экспериментах и наблюдениях отца⁸. Бос писал, что «всерьез взялся за ботанику». Лекции Ф. Дарвина оказали определенное влияние на мировоззрение Боса: он познакомился с основами дарвинизма.

После окончания университета Дж. Ч. Бос в 1885 г. вернулся на родину и начал работать в Президентс-колледже в Калькутте. Полученное образование давало ему право занять место профессора физики. Из Англии он привез соответствующую рекомендацию на имя вице-короля. Однако колониальная система, дискредитирующая национальные научные кадры, не позволяла сразу осуществить эту возможность. В конце концов Дж. Ч. Босу назначили половинное жалованье. Эта унижительная форма обращения с национальными учеными вытекала из «порядка», по которому индийцы, выполняющие административные работы, получали меньшую заработную плату, чем европейцы на той же должности. Бос не мог примириться с этой оскорбительной системой и вначале вообще отказывался от жалованья.

Ученый понимал, какое большое значение имеет просвещение для Индии и ее народа в условиях расовой дискриминации и колониального режима. Поэтому он дорожил своим педагогическим трудом. В Англии Дж. Ч. Бос работал в хорошо оборудованных исследовательских лабораториях. В Индии их почти совсем не было. В Метеорологическом департаменте при правительстве Индии и Ассоциации содействия развитию науки в Калькутте условия для проведения научных исследований были крайне неудовлетворительными. Развитие научных исследований тормозилось из-за отсутствия индустрии, недостатка средств, оборудования и кадров. Однако Дж. Ч. Бос понимал, что необходимо создавать собственные научные лаборатории. Наконец ему удалось достать некоторые средства для организации очень скромной лаборатории. «Это было для меня поистине благодеянием», — писал он.

⁸ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 7, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.



Северный корпус Института им. Дж. Ч. Боса в Калькутте

Вскоре в индийском журнале появилась научная статья Боса, посвященная природе электромагнитных волн. Исследования эти касались основных проблем физики того времени и были выполнены на высоком экспериментальном уровне. Английское Королевское общество предоставило Босу специальную стипендию из средств, отпускаемых «для поощрения науки». Эта мера способствовала тому, что колониальные власти отменили некоторые унижительные меры в отношении индийского ученого. «Через два года после того, как Королевское общество дало мне средства на продолжение моей работы, — вспоминал Бос, — правительство Бенгалии предоставило мне ряд льгот»⁹. В 1918 г. Лондонский университет присудил Босу докторскую степень.

Отзыв выдающегося физика Кельвина о работах Боса по физике был очень сочувственным. «Однако все это имело для Боса главным образом значение лишь как показатель прогресса Индии в деле научного исследования»¹⁰.

Дж. Ч. Бос блестяще выступал с лекциями в Королевском институте и Королевском обществе в Англии, в Физическом обществе в Германии, на Физическом конгрессе в Сорбонне, Физическом и Зоологическом обществах во Франции, в Японии, США и других странах.

⁹ Indian scientists, p. 101.

¹⁰ Nature, 1937, vol. CXL, p. 1041.

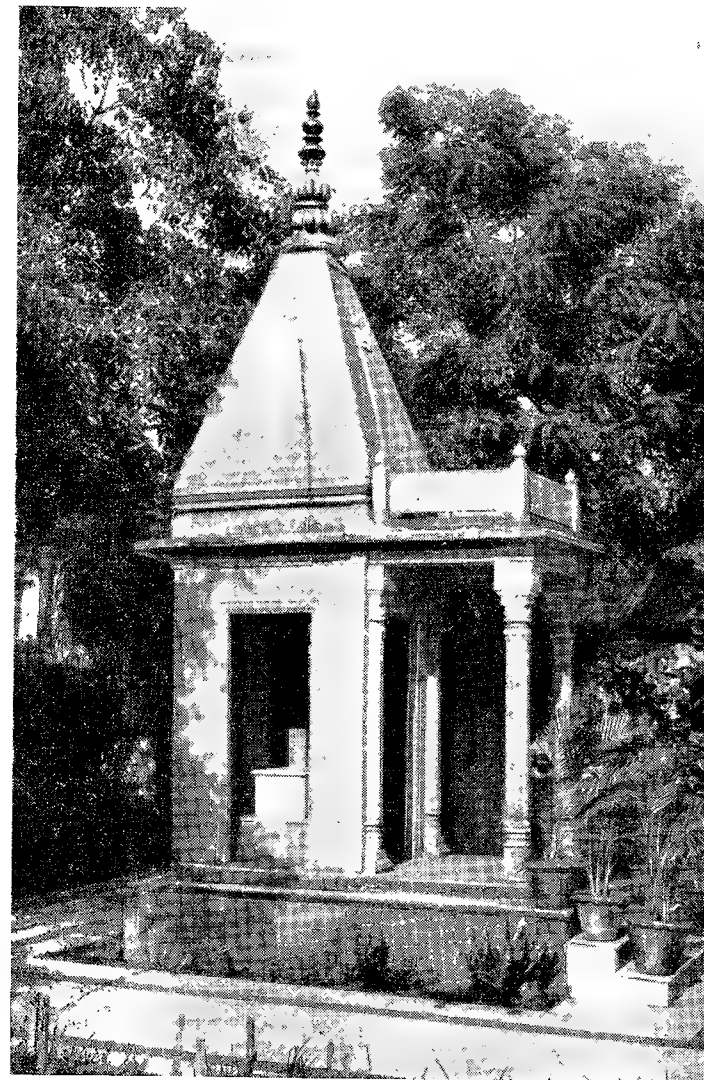
В 1902 г. он был избран членом Совета французского Физического общества, позже Калькуттский университет присвоил ему докторскую степень, а Пенджабский университет пригласил Боса читать лекции.

Изучая физические процессы, Дж. Ч. Бос обратил внимание на физические явления у растений и обнаружил в них многие черты, которые роднят их с животными. Исследования биоэлектрических свойств растительных тканей и органов были обобщены во многих монографиях. Особое внимание Дж. Ч. Бос уделил разработке новых методов изучения биофизических явлений у растений и добился великолепных результатов.

В исследованиях, посвященных раздражимости, Бос постоянно стремился обнаружить в окружающем мире всеобщность и единство явлений. Однако, когда научная работа была в самом разгаре, он вынужден был покинуть учебное заведение. В 1913 г. Босу исполнилось 55 лет и он должен был уйти в отставку. Местные власти, конечно, понимали, что Дж. Ч. Бос принес мировую известность индийской науке. Они продолжили ему срок службы на 2 года, а позже присвоили звание «постоянного» профессора. В своем ответе на приветствия студентов по случаю полученной награды Бос сказал: «Уже тридцать два года я являюсь вашим учителем, и, если бы пришлось начинать жизнь сначала, я не мог бы выбрать более высокого призвания. И оказанное мне доверие я мог бы оправдать лишь тем, что отдавал вам самые сокровенные знания, какими владею. Я обращался не к вашим слабостям, а к вашей силе. Я никогда не ставил перед вами легких задач, а всячески старался заставить вас избрать самое трудное, и, может быть, наградой за эти годы усилий является то, что всюду в Индии я вижу своих учеников, занимающих различные посты, связанные с высоким доверием и ответственностью. Я имею в виду не только тех, кто достиг почестей и успехов, я отмечаю многих других, кто мужественно нес тяготы жизни, чья чистая и самоотверженная жизнь вносит радость в жизнь обездоленных»¹¹.

Дж. Ч. Бос постоянно подчеркивал, что без научной работы в высшем учебном заведении не может быть хорошей подготовки студентов. Только тогда, когда преподаватели и студенты ведут большую научную работу, преподавание достигает наибольшего успеха. Он писал: «Целью университета является содействие успехам знания, к этому должны присоединиться дополнительные функции — выявление истины и распространение знаний. Можно сказать вообще, что преподавание вырождается, если не соприкасается с исследованием; постоянное повторение второстепенных и третьестепенных утверждений ведет лишь к приспособляемости учащихся; живое ощущение действительности утрачивается»¹².

Развивая свою мысль о связи исследовательской работы с преподаванием в высшей школе, Дж. Ч. Бос указывал также на ответственность ученых перед родиной, на большое желание индийских студентов осваивать науку.



Могилы Джагдиша Чандра Боса, его жены и родителей

¹¹ Indian scientists, p. 103.

¹² Там же, стр. 97.

В частности, он отметил: «Прежде всего вашим учителем должен быть тот, кто после длительных поисков наконец что-то нашел, кто решительно вырывал тернии, выраставшие на его пути, в надежде сделать этот путь легче для тех, которые пойдут за ним; кто придаст новую ценность жизни и труду, вовлекая других в великий поток борьбы за истину. Только такой человек может возбудить энтузиазм в своих слушателях. Свечу можно зажечь только от горящей спички. Настоящий ученый должен во что бы то ни стало искать знания. Для него должно быть важно само знание, а не то, что сопутствует знанию — слава, удобства, власть. Ищущий знания должен направить свой взор на далекую цель — истину. Тогда можно ждать хороших результатов от его длительных исследований»¹³.

Колониальные власти тормозили развитие национальной науки, поэтому индийская высшая школа испытывала финансовые трудности. Однако Дж. Ч. Бос особенно подчеркивал большое значение университетов в просвещении народа. При этом он отметил, что достоинства учебного заведения определяются ответами на следующие вопросы: Всегда ли будет ваш университет лишь подготовительной школой для зарубежных университетов, обладающих мировой известностью? Неужели вы никогда не будете в состоянии поднять свою работу на такую высоту, чтобы вместо постоянного экспорта ваших студентов в другие университеты наладился бы взаимный обмен и к вам приезжали бы иностранные студенты, которых привлечет особый вклад, внесенный вашим университетом в общую сокровищницу знания? ¹⁴

Несмотря на все трудности, Дж. Ч. Бос верил, что в Индии имеются условия для научной работы и индийские ученые могут добиться больших успехов.

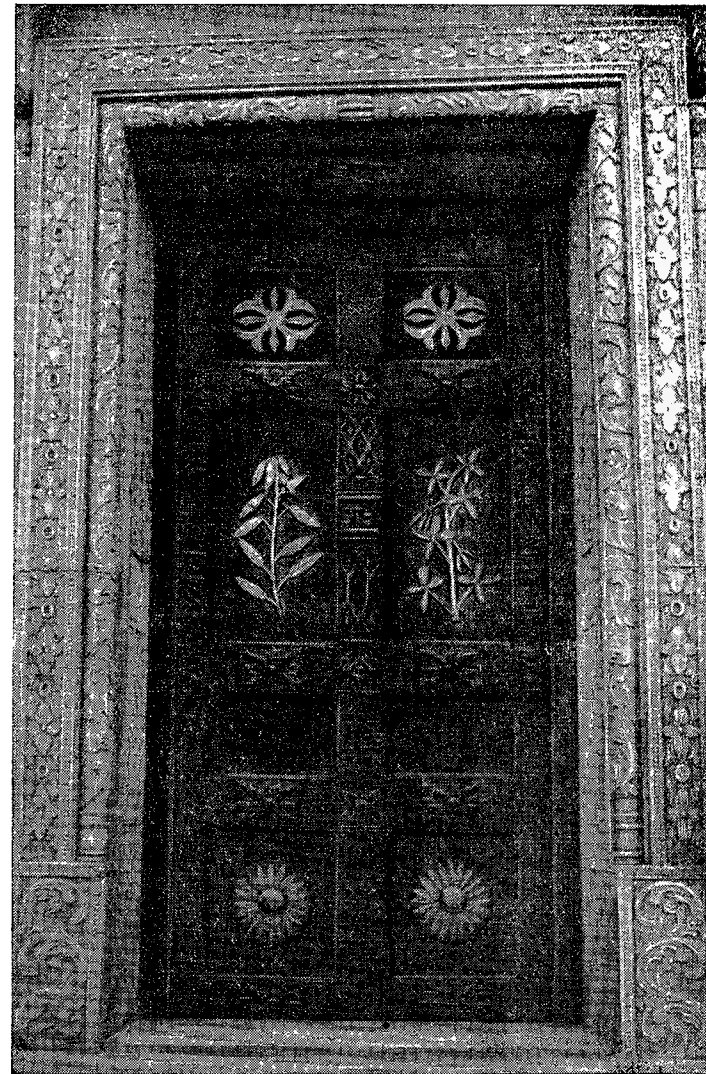
Только в конце жизни Босу удалось собрать необходимые средства и преодолеть все трудности по созданию индийского научно-исследовательского института, который был открыт 30 ноября 1917 года в день его рождения. При открытии института Дж. Ч. Бос сказал: «Не в стяжании, а в идеалах нужно искать семена бессмертия. Не путем материальных приобретений, а путем распространения идей и идеалов можно установить истинное владычество человечества»¹⁵.

Он призывал молодых индийских ученых закалять свою волю и неуклонно двигаться к намеченной цели. Дж. Ч. Бос высказал уверенность в том, что знаниями овладеют все расы и народы. В открываемом институте был построен зал на 1500 человек, который предназначался для публичных лекций. Это особенно ценил Дж. Ч. Бос, отмечая, что таким образом мы можем всегда поддерживать высшую цель научного центра — играть активную роль в расширении и распространении знаний». Достижения института Бос

¹³ Indian scientists, p. 105.

¹⁴ Там же, стр. 114.

¹⁵ Там же, стр. 117.



Вход в Главный зал Института им. Дж. Ч. Боса. Изображены основные объекты, с которыми работал Дж. Ч. Бос — мимоза и десмодум.

считал принадлежащими не только индийскому народу, но и всему прогрессивному человечеству. «Дух нашей национальной культуры требует, чтобы мы всегда были свободными от желания использовать знания для личной выгоды». Он хотел, чтобы в институте работали не только индийцы, но и ученые других стран. «В этом отношении я постараюсь осуществить традиции моей страны, которая уже двадцать пять столетий назад приветствовала учеников из различных частей света в стенах своих древних рассадников знания»¹⁶.

Создавая научно-исследовательский институт, Дж. Ч. Бос особо отмечал, что в борьбе за развитие науки в Индии он был не одинок: соотечественники помогали ему всем, чем могли.

«Сегодня мы празднуем, — говорил Бос, — а завтра начнем опять работать, чтобы в итоге нашей жизни и нашего труда внести лепту в создание большой Индии, которая, по нашему непоколебимому убеждению, несомненно, придет»¹⁷.

В лекционном зале института, созданного Дж. Ч. Босом, помещены два символических изображения — алмаза и лотоса. Лакшмана Рао, поясняя идеалы, на которых основан этот институт, пишет, что эти изображения попали сюда по следующим причинам. «Алмаз — за свое сверкающее величие, лотос — за свое спокойное благородство: Правда и Мир»¹⁸.

В конце жизни Дж. Ч. Бос выступает с докладами и лекциями в Европе. Подводя итог своим наблюдениям и размышлениям при посещении других стран, он писал: «Перед нами — великое будущее, будущее, достойное наших предков. Говоря о предках, отдаем ли мы себе отчет в том, что единственный путь, каким мы можем прославить наше прошлое, это — не хвалиться тем, что достигнуто нашими предками, а самими создавать в будущем нечто столь же, если не более великое... Я был около величайших развалин индийских университетов, я видел в отдаленном уголке Индии руины Таксила, привлекавшего учеников с Запада и Востока. Я был у руин Наланда, куда стремился Запад, чтобы приобрести знания под его духовным руководством. Но следует ли нам поклоняться мертвым или же пытаться восстановить наш индийский университет и вновь привлекать из других стран мира тех, кто пожелает приехать к нам и заимствовать знания из Индии? Этим и только этим мы можем воскресить самоуважение, поднять на должную высоту свою жизнь и жизнь своего народа»¹⁹.

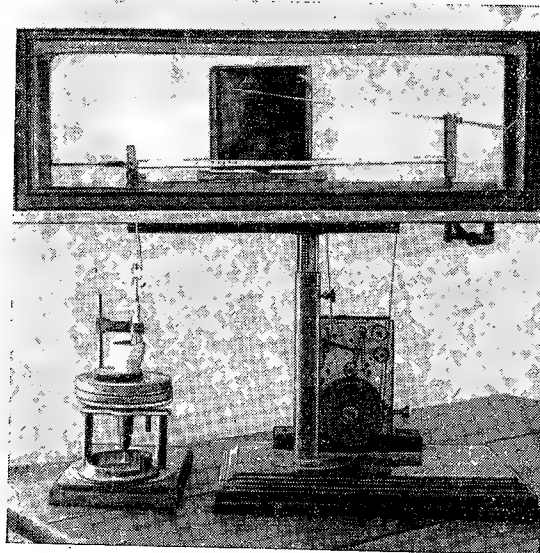
Дж. Ч. Бос постоянно думал о большой ответственности ученых перед народом, об их обязанности внимательно воспитывать национальные кадры. На торжествах в честь своего 70-летия он отметил: «Борьба, которую я вел в последние сорок лет, должна была поставить Индию на признанное

¹⁶ Rao Lakshmana. J. C. Bose. — In: Scientist and Humanist, ISCUS, 1955, vol. 2, № 3.

¹⁷ Там же, стр. 97—98.

¹⁸ Там же, стр. 98.

¹⁹ Там же, стр. 99.



Крескограф Боса

место среди других народов в связи с внесенным ею вкладом в дело расширения границ познания»²⁰.

Дж. Ч. Бос указывал на условия, при которых может развиваться прогресс. «Есть лишь одна возможность спасти мир от гибели, — говорил он в 1928 г., — интеллектуальное сотрудничество на благо человечества... тогда только и возможно обеспечить преемственность человеческой культуры»²¹.

Умер Дж. Ч. Бос 23 ноября 1937 г. Ему не удалось увидеть свою родину свободной и независимой. Однако Бос много сделал для научного прогресса своей страны. Он занимает почетное место среди классиков естествознания.

Говоря словами Тагора, Дж. Ч. Боса можно отнести к людям, которые, как и сам Р. Тагор, были

путниками,
вечно идущими в будущее,
преодолевая препятствия,
пересекая горные хребты.
Сквозь век раздоров
они шагали в неизвестное, в незнакомое.
В их крови звучал призыв:
вперед, через все границы, вперед!

²⁰ Rao Lakshmana, p. 120.

²¹ Там же, стр. 120.



В конце XIX в. было экспериментально доказано существование свободных электромагнитных волн, теоретически предсказанных Максвеллом. Экспериментальные исследования Генриха Герца привлекли к этой проблеме внимание физиков многих лабораторий: П. Н. Лебедева, О. Лоджа, А. Ричи и др. Было создано несколько аппаратов для генерирования коротких электромагнитных волн, однако центральной проблемой являлась связь электрических и световых явлений.

Дж. Ч. Бос добился блестящих успехов в изучении этой проблемы физики. Кроме того, он близко подошел к практическому применению электромагнитных явлений. В советской печати уже отмечалось²², что газета «Котлин», выходившая на острове Кронштадт, писала 4 января 1897 г. о работах Боса: «Новое открытие в области электричества, сделанное доктором Босом, возбудило оживленные толки среди английских ученых, показав, что при известных условиях можно видеть невидимое, различать предметы сквозь человеческое тело и непроницаемые предметы, что для зрения нет преград. Профессор Бос, как сообщают в «Platson's magazine», при помощи придуманных им приспособлений мог передавать световые сигналы на расстояние 1500 м сквозь совершенно непрозрачные тела, а затем направил сквозь тело губернатора Бенгалии и капитальную стену электрические вибрации, которые произвели выстрел из заряженного пистолета, лежащего в запортом помещении. Для морского ведомства открытие Боса представляет особенный интерес. С помощью превращений электрических вибраций в световые колебания, как замечает «Journal des debats», представляется возможным подавать сигналы в районе нескольких миль без всяких электрических проводов; могут предупреждаться и несчастия на море, так часто случающиеся в туманную погоду. Во всяком случае нужно выждать более обстоятельных подробностей об открытии профессора Боса».

В одном из последующих номеров газеты изобретатель радио А. С. Попов отметил, что исследования Боса описаны в научном журнале и уже обсуждались на очередном съезде Британской ассоциации.

Большая серия опытов Дж. Ч. Боса показала, что принципиально не существует таких свойств световых волн, которые невозможно наблюдать в электромагнитном излучении. Бос изучал явления интерференции, дифракции, преломления, полного внутреннего отражения, рассеяния в мутных средах, плоской и круговой поляризации, электромагнитного дихроизма в минералах, вращения плоскости поляризации электромагнитных волн и т. п.²³

²² М. И. Радовский, стр. 127.

²³ J. C. Bose. Collected Physical papers. London, Longmans, Green and Co, 1927.

Работы Дж. Ч. Боса по физике принесли ему широкую известность. О его исследованиях хорошо отзывались А. С. Попов, Д. Г. Пойнтинг, Д. Г. Стокс, Т. Сильванус, Г. Липман, Г. Г. Квинке, Э. Варбург, Ф. Ленард и многие другие.

Если учесть неблагоприятный влажный климат Индии и недостатки экспериментального оборудования, то можно отчетливо представить, какие трудности встречались Босу при работе в области электростатики и электрических колебаний²⁴. Только мужество ученого и экспериментальное мастерство позволили преодолеть все препятствия. Ряд установок и экспериментов Дж. Ч. Боса сохранили свое значение до сих пор²⁵. Как отмечает Б. А. Введенский, «обычно по причинам чисто психологическим, нам весьма нелегко оценить трудности, которые пришлось преодолевать исследователям и экспериментаторам даже сравнительно недалекого прошлого: слишком уже стремителен в наше время прогресс науки и техники эксперимента. Тем не менее своеобразие, изобретательность и тонкое, полное научного изящества мастерство и исследовательский талант Боса и поныне производят глубокое впечатление»²⁶.

Дж. Ч. Бос особое внимание уделял методике эксперимента. Им тщательно продумана конструкция излучателя и приемника коротких затухающих электромагнитных волн. Выполненные экспериментальные исследования позволили Дж. Ч. Босу дать законченное решение принципиальных основ по физической оптике электромагнитного излучения. Его исследования были очень близки к трудам П. Н. Лебедева, который внимательно следил за работами Дж. Ч. Боса и проводил аналогичные эксперименты, пользуясь иными методическими приемами. Исследования Боса по изучению оптических свойств сред, в которых распространяются электромагнитные волны, исследования по связи между электромагнитными излучениями и свойствами вещества выполнены необычайно широко и тщательно. Изучая свойства когерера, Дж. Ч. Бос задумался над свойствами органов чувств²⁷. На основе некоторых полученных им фактов он построил несколько смелых аналогий. После анализа электрической природы светового раздражителя сетчатки глаза Дж. Ч. Бос увлекся биофизикой и выполнил ряд классических исследований, в которых ярко определились его экспериментальное мастерство и смелость научной мысли.

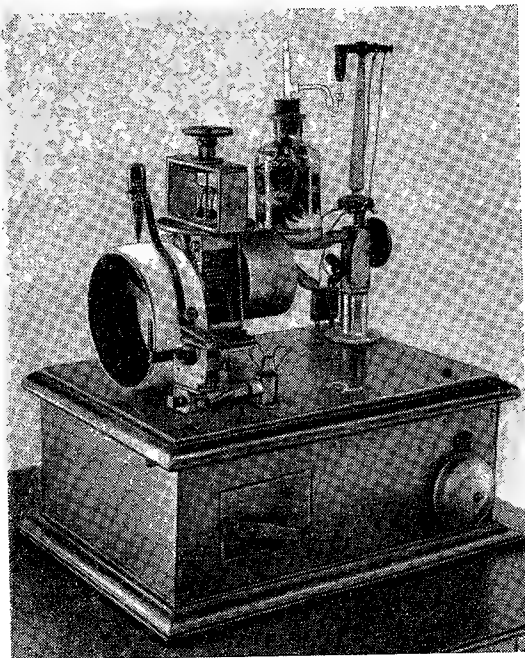
Бос провел многочисленные эксперименты по явлениям усталости металлов в контактах, спонтанных скачков сопротивлений, по влиянию «отдыха» контактов на их восприимчивость и т. п. Явления возвращения чув-

²⁴ М. И. Радовский, стр. 128.

²⁵ Б. А. Остроумов. Работы Дж. Ч. Боса по электромагнитным волнам. — В кн.: Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. Изд-во Восточной литературы, 1952.

²⁶ Б. А. Введенский. Дж. Ч. Бос и его исследования в области физики. — Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 9.

²⁷ D. M. Bose. J. C. Bose. A life sketch. Calcutta, 1958.



Прибор Боса для измерения интенсивности фотосинтеза

ствительности контактов под влиянием электрического импульса, влияния отдыха на реакцию послужили началом поисков аналогичных явлений в живом мире.

Основные физические работы Дж. Ч. Боса посвящены утверждению представления об электромагнитной природе света. Вместе с тем им выполнена серия работ по физической химии, в частности, он детально изучил изменения сопротивления несовершенных контактов большого количества металлов. «Бос — физик ощущал, что в поведении металлических опилок когерера в электромагнитном поле, во внезапном изменении сопротивления контактов, в зависимости поведения этих контактов от их химической природы скрыта некая глубокая и важная закономерность, сулящая надежду заглянуть внутрь строения вещества»²⁸.

В опытах по электрическому возбуждению контактов в зависимости от температуры, длительности воздействия, давления и других факторов Дж. Ч. Бос установил большую роль поверхностных слоев. Эти опыты не давали

²⁸ Б. А. Введенский, стр. 15.

ему возможности согласиться с гипотезами, согласно которым весь эффект объясняется обычным свариванием опилок микроскопическими искрами. Он видел в подобных явлениях прямое влияние структуры вещества. Им было предложено снимать кривые в координатах — напряжение — ток, которые стали неотъемлемыми характеристиками процессов в подобных исследованиях. Отметим, что для снятия этих кривых Дж. Ч. Бос предложил сконструированный им прибор, который послужил одним из прообразов современных самопишущих установок.

По мнению Б. А. Введенского, можно без натяжки сказать, что в своих исследованиях Дж. Ч. Бос как физик подходил к той области, которую мы теперь именуем проблемой полупроводников, ближе, чем кто-либо из его современников²⁹.

*

Дж. Ч. Бос, как биофизик, ставил перед собой задачу не только использовать методы физики в биологии, но одновременно проверить подтверждение и развитие идей физики в биологических явлениях. Круг явлений, которые он изучал на биологических объектах, назван им «физикой живых тканей». Дж. Ч. Бос подчеркивал своеобразие физики биологических систем, проявляющееся в том, «что за некоторым предыдущим событием следует цепь реакций самого сложного характера». Однако, несмотря на сложность переплетающихся явлений, началом процесса является «первоначальное действие» или «первоначальная причина»³⁰.

В его исследованиях, и особенно в первых биологических работах, постоянно ставится задача отыскать общие свойства, присущие живому и неживому.

«Можно, — писал Дж. Ч. Бос, — найдя некоторое общее свойство материи, общее и устойчивое как для живых тканей, так и для неорганических веществ, попытаться истолковать при помощи этого общего свойства многие явления, кажущиеся на первый взгляд резко характерными. Поиски некоторого единства, объединяющего, какими бы обстоятельствами это ни объяснялось, кажущееся разнообразие, всегда являлись тенденцией науки»³¹.

Вопрос о единстве живого и неживого и их качественных специфических различиях — один из коренных в биологии. От постановки этого вопроса и подхода к его решению нередко зависела общая направленность исследования ученого. Дж. Ч. Бос стоял на эволюционных позициях, и его подход к решению вопроса подтвердился временем. Биофизический подход к исследованию физиологических процессов закономерен и необходим. Ф. Энгельс подчеркивал, что физиология, конечно, представляет собой физику и особенно химию живого тела. «...с одной стороны, сфера ее действия ограничи-

²⁹ Б. А. Введенский, стр. 15.

³⁰ The Electriton, 1900, vol. 45, p. 897.

³¹ Там же.

вается, но, с другой стороны, она вместе с тем поднимается здесь на некоторую более высокую ступень»³².

Однако Дж. Ч. Бос не смог подчеркнуть специфические коренные границы между живым и неживым, обусловленные историческими причинами. По мнению Боса, «едва ли вообще могут быть установлены произвольные границы между двумя группами явлений». Для понимания связи между живым и неживым «недостает некоторой преемственности; нельзя провести черту и сказать: «здесь кончаются физические процессы и начинаются физиологические», или — «это явление свойственно неорганической материи, а другие — живому организму», или — «вот демаркационные линии, отделяющие физические процессы от физиологических и от начала психических процессов»³³.

Как наиболее характерную особенность живых систем Дж. Ч. Бос отмечает их способность к самовосстановлению. По мнению А. В. Лебединского, «в не столь определенной форме, однако вытекающая из существа его воззрений, в его работах фигурирует и другой принцип характеристики живого (первый принцип — это самовосстановление. — А. С.): особенно выраженные неустойчивые состояния, «флуктуации молекулярного напряжения». Таким образом, Бос делает плодотворную попытку подметить качественно особые закономерности переходных процессов, предмета физики живых тканей и органов»³⁴.

Дж. Ч. Бос, естественно, не мог широко и всесторонне проследить пути перехода между живым и неживым. Эта задача чрезвычайно трудная и требует огромных экспериментальных исследований. Многие теоретические построения Дж. Ч. Боса основаны на аналогиях, на сходствах тех или иных явлений в живом и неживом. Безусловно, подобный путь анализа таит в себе большие упрощения и ошибочные предположения. Бос отчетливо видел ограниченность таких анализов и отмечал, что «предполагаемые выводы основаны только на размышлении»³⁵.

Для создания широких теоретических построений, выдвижения гипотез необходима смелость и мужество ученого. Дж. Ч. Бос «не страшился предстоящего блуждания в неисследованной области»³⁶.

Необходимо отметить, что в те времена в физиологии были сильны идеалистические тенденции. Один из ведущих биофизиков XIX в., Э. Дюбуа-Реймон, утверждал, что основные биологические явления непознаваемы. Дж. Ч. Бос подчеркивал сложность процессов, однако для него, бесспорно, все физические явления в живом имеют причинность. Принцип причинности

можно распространить не только на элементарные реакции, но и на более сложные процессы, например на возбуждение сетчатки. Из этих процессов следует ряд физиологических явлений, и, возможно, «начало психологического процесса, который мы называем памятью»³⁷.

Исследуя биофизику зрения, Дж. Ч. Бос обнаружил, что при действии кратковременных вспышек света интенсивность зрительного ощущения увеличивается. «Максимальный эффект наблюдается спустя некоторое время... ощущение постепенно достигает наибольшей интенсивности, после чего постепенно слабеет»³⁸. При этом обнаруживается, что при большей интенсивности светового раздражения максимум интенсивности ощущений достигается быстрее, чем при меньшей. Свои выводы по биофизике зрения Дж. Ч. Бос пытался свести к осцилляциям молекул, к их различным состояниям. Так, после длительных фиксаций глазом светового предмета и затем закрывания глаза возникает ощущение темноты. По Дж. Ч. Босу, в данном случае происходит ослабление зрительного тока, обусловленное потерей молекулярного напряжения; последующие осцилляции, вызывающие серии положительных и отрицательных образов, вызваны усилением и ослаблением зрительного тока. В своих наблюдениях Дж. Ч. Бос устанавливает разность фаз флуктуаций в каждом из глаз. По его мнению, в то время как один глаз «постепенно засыпает», другой идет к высшей степени «бодрствования». Потом утомляется второй глаз, в то время как чувствительность первого возрастает до максимума³⁹.

Основную цель «физики живых тканей» Бос видел в поисках переходных процессов между началом физиологических явлений и их бесконечно сложными течениями. По мнению А. В. Лебединского⁴⁰, такая постановка вопроса в высшей степени примечательна. Напомним, что большинство биофизиков XIX в. придерживалось взглядов И. Мюллера, утверждающего независимость ощущения от внешнего мира, и Фехнера, доказывавшего существование параллелизма между материальным миром и психическими явлениями. В эпоху бурного развития физиологического идеализма постановка Босом вопроса о необходимости изучения процессов превращения физических явлений в биологические была прогрессивной.

Хотя Босу и не удалось вскрыть основные механизмы реакций возбуждения на молекулярном уровне, но его взгляды на эти процессы оригинальны. Так, он допустил, что утомление мышцы следует рассматривать как результат перенапряжения, вслед за которым неизбежно наступает состояние нечувствительности к возбуждению, продолжающееся до тех пор, пока не произойдет освобождение от возникшего напряжения. Скорость процесса определяется подвижностью молекул. Явления молекулярного напряжения при

³² Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, 1952, стр. 204.

³³ The Electriton, p. 897.

³⁴ А. В. Лебединский. Дж. Ч. Бос как биофизик. — Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 23.

³⁵ The Electriton, p. 901.

³⁶ Там же, стр. 898.

³⁷ The Electriton, p. 897.

³⁸ Там же, стр. 898.

³⁹ См. там же, стр. 899—900.

⁴⁰ А. В. Лебединский. Дж. Ч. Бос как биофизик, стр. 23.

возбуждении происходят в среде электролита, а это может вызвать добавочные ЭДС.

В начале своих биофизических исследований Дж. Ч. Бос обратился к растительным организмам как к своего рода живым моделям. Им изучались моторные и электрические реакции, возникающие в ответ на внешнее воздействие. В связи с изучением распространяющихся реакций возбуждения он подробно исследовал значение энергии раздражителя в генерации электрических потенциалов, а также возможность ее накопления для возникновения ритмической автономной деятельности. Не удивительно поэтому, что индийские ученые считают работы Боса началом формирования идей кибернетики, особенно биокибернетики⁴¹.

В 1920 г. Дж. Ч. Бос был избран членом Лондонского Королевского общества. В 1921 г. по этому поводу он писал: «Уже 20 лет тому назад лорд Кельвин за мои физические исследования в области электрических волн, которые он считал очень важными, пожелал предложить меня в члены Королевского общества. Но я разрушил все его планы, покинув свое поле деятельности и произведя отважное вторжение в заповедную область физиологов растений; их негодование в течение 5 лет сменилось признанием с тем результатом, что они в свою очередь пожелали представить меня в члены общества. Но по своему нраву моей натуры я разрушил их планы, вторгнувшись в область физиологии животных. Мне пришлось расплачиваться за свою опрометчивость в течение последних 15 лет, ибо ни у кого уже не доставало мужества стать моим поручителем»⁴².

Труды Боса по биофизике не утратили значения до настоящего времени. Уже в одном из первых биофизических исследований он выбирает совершенно определенную позицию в трактовке электрических явлений растений. Исходя из этой позиции, он ставит серию опытов для объяснения физиологических реакций.

«Как мы видим, — пишет Дж. Ч. Бос, — электрические признаки жизни не ограничиваются животными, а имеются также в растениях. И мы видели, что электрический ответ служит показателем жизненной активности растения, что с приостановкой этой жизненной активности электрический ответ также временно задерживается... До сих пор... электрический ответ у животных считался исключительно физиологическим явлением. Мы доказали различными опытами, что ответ в растениях носит такой же характер»⁴³.

Во второй половине книги Дж. Ч. Бос пытался дать материалистическое объяснение электрическим явлениям растений.

В работе «Реакция в живом и неживом» Дж. Ч. Бос устанавливает, что

⁴¹ D. M. Bose. J. C. Bose's Plant Physiological Investigations in relation to modern biological knowledge. — Transact. Bose Res. Inst., 1947—1948, vol. 17.

⁴² N. Narinayana. J. C. Bose. — The illustrated weekly of India, 1958, № 30, p. 28.

⁴³ I том настоящего изд., стр. 63.

метод определения биоэлектрических реакций применяется ко всем живым тканям, а не только к тем, у которых наблюдается моторная активность. Он отмечает, что электрические изменения характерны для живой ткани в любых условиях. При повышении физиологической активности попутно увеличивается интенсивность биоэлектрических реакций. С другой стороны, когда ткань убивается ядом, биоэлектрическая реакция исчезает. Из отмеченных фактов Дж. Ч. Бос, как и его современники, делает вывод, что феномен биоэлектрического ответа является «свойством только живого организма». Однако Дж. Ч. Бос не может согласиться с мнением, например, Ферворна, по которому это явление рассматривается как «следствие некоторой неизвестной сверхфизической «жизненной» силы и, таким образом, направлено в область вне физического исследования»⁴⁴. Он уверен, что электрические процессы не лежат за категорией физических явлений. Уже в первом произведении, посвященном изучению общности реакций в живом и неживом, Бос указывает на необходимость исследования природы и свойств электрических характеристик растений. По Дж. Ч. Босу, это целесообразно сделать тем более, что, возможно, в растениях обнаружатся переходные процессы между явлениями, наблюдаемыми, с одной стороны, у животных, а с другой — в мертвой природе.

«Таким образом, мы перейдем от изучения ответа в высокоорганизованных животных тканях к ответам, даваемым при простейших жизненных условиях»⁴⁵.

Обращая внимание на то, что Мунком и Бердон-Сандерсеном уже обнаружен электрический ответ у так называемых чувствительных растений, Дж. Ч. Бос ставит задачу изучать подобные реакции у растений, не имеющих «механических движений». При этом он особо подчеркивает, что его собственная задача «относилась не к получению простых качественных ответов, но скорее к выяснению: можно ли обнаружить во всем цикле ответных явлений параллелизм между животными и растениями»⁴⁶. Далее Бос приводит подробную программу исследований в области электрофизиологии, которая актуальна и в наши дни.

«Если будет выявлено, — пишет Бос, — что электрический ответ служит прямым показателем физиологической активности растений, тогда можно будет удачно решить многие проблемы в физиологии растений, которые в настоящем представляют много экспериментальных трудностей»⁴⁷.

Дж. Ч. Бос уделил большое внимание разработке методики измерения биоэлектрических потенциалов растений и попытался связать электрофизиологические характеристики с проявлением физиологической активности растительных органов. Результаты его исследований изложены во многих

⁴⁴ I том настоящего изд., стр. 20.

⁴⁵ Там же, стр. 20.

⁴⁶ Там же, стр. 21.

⁴⁷ Там же стр. 21.

трудах и, в частности, в классических работах «Исследования раздражимости растений», «Нервный механизм растений» и «Автографы растений и их сущность». В своем труде «Реакция в живом и неживом» Дж. Ч. Бос большое внимание уделил доказательству единства электрических процессов в органическом и неорганическом мире. Однако полученные данные свидетельствуют о специфике электрических процессов в растениях. Так, в его опытах при обработке черешков платана хлороформом и сулемой ответная реакция пропадала. Подводя итоги опытов, Дж. Ч. Бос пишет: «Эти результаты убедительно доказывают физиологическую природу ответа»⁴⁸. Для более полного подтверждения этого вывода в дополнительных опытах с высокой температурой Дж. Ч. Бос вновь получает «дальнейшее и убедительное доказательство физиологического характера электрического ответа в растениях»⁴⁹. Более того, при детальном анализе Дж. Ч. Бос приходит к выводу, что «в той же самой ткани неповрежденный участок будет приводиться в более возбужденное состояние, чем поврежденный, при действии одинакового раздражителя»⁵⁰.

На основании своих опытов Бос отмечает, что «изменения жизненной активности, которые вызываются в растениях под влиянием температурных изменений, можно очень точно измерить электрическим ответом. Действительно, можно сказать, что не имеется другого метода, которым можно так удовлетворительно зарегистрировать момент прекращения жизнедеятельности»⁵¹.

Конечно, все попытки Дж. Ч. Боса конкретизировать механизм генерации биотоков были неудачными, а аналогии, к которым он прибегает при нахождении единства между реакциями живых и неживых, устарели. Природа биотоков растительных клеток связана с физико-химическими процессами живых структур. Отдельные элементы этого механизма возможно воспроизвести в модельных условиях, но биофизика тех времен не располагала этой возможностью⁵². Дж. Ч. Босом проведены специальные исследования по утомляемости растительных тканей. Эти опыты показывают, что ответная реакция значительно уменьшается при повторных раздражениях. В заключении Бос отмечает: «Таким образом, результаты получены при простых условиях растительной жизни, они доступны при всех возможных осложнениях и колебаниях и, возможно, могут осветить неясный феномен утомления в животных тканях»⁵³.

Как мы уже ранее отмечали, Дж. Ч. Бос, работая с когерером, все больше задумывался над общностью реакций между живым и неживым. Для проверки своих предположений он провел несколько опытов, которые решил доложить

⁴⁸ I том настоящего изд., стр. 33.

⁴⁹ Там же, стр. 33.

⁵⁰ Там же, стр. 33.

⁵¹ Там же, стр. 55.

⁵² Электроника и кибернетика в биологии и медицине. Под редакцией П. К. Анохина. М., ИЛ, 1963; Физико-химические основы происхождения биопотенциалов. Изд. «Наука», М., 1964.

⁵³ I том настоящего изд., стр. 39.

в Англии. Обычно все его доклады по электромагнетизму воспринимались положительно и сразу печатались в журналах Королевского общества.

На лекцию, посвященную единству реакций живых и неживых систем, которую Бос читал в Королевском обществе, специально приехал Дж. Бердон-Сандерсен, проводивший исследования по электрофизиологии растений.

Однако Бердон-Сандерсен, отметив работы Боса в области физики, получившие уже признание, заявил, что автор делает ошибку, бросая свои первоначальные работы и вторгаясь в чуждую ему область, которой должны заниматься физиологи. Присутствующие поддержали ученого.

Однако в заключительном слове Дж. Ч. Бос отметил: «Кажется невероятным, чтобы вообще, а тем более в Королевском обществе, защищалось мнение, будто наука может идти до такого-то места и не далее». Бос заявил, что он не может изменить ни одного слова в представленной работе, если ему научно не докажут, в чем именно продемонстрированные опыты ошибочны или недостаточны⁵⁴. Хотя замечаний по существу не было, доклад не напечатали. Впоследствии Бос издал эти работы отдельной книгой под названием «Реакция в живом и неживом».

*

В одном из основных трудов Дж. Ч. Боса «Исследования раздражимости растений» дано глубокое экспериментальное обоснование основных законов ответных реакций растений на внешние воздействия. Законченные исследования позволили сделать важные общебиологические выводы. Так, он обращает серьезное внимание на то, что «интенсивность ответной реакции растения будет являться мерой жизненности организма». Иными словами, «соотношение между силой раздражения и величиной ответа являлось бы способом измерения физиологического состояния организма. С помощью этой закономерности могут быть обнаружены незаметные неустойчивые изменения в растениях при изменениях условий среды»⁵⁵.

В исследованиях по раздражимости растений Дж. Ч. Бос напоминает опыты других биологов по сокращению тычинок и протоплазмы в ответ на внешние воздействия и указывает: «...бесспорным остается тот факт, что в обоих случаях наблюдается сходство растений и животных, а именно в ответ на возбуждение происходят коренные изменения в протоплазме, что находит внешнее выражение в изменении формы. Итак, регистрируя ответное движение, мы можем проследить изменение возбудимости как у растений, так и у животных»⁵⁶.

Дж. Ч. Бос в своих исследованиях начинает тот путь экспериментальных поисков, который позволит получать сигнал от самого растения в момент физиологических перестроек.

«С помощью приложенного раздражения мы способны заставить само

⁵⁴ P. G e d d e s. Leben und Werken von Sir Jagadis C. Bose. Leipzig, 1930.

⁵⁵ I том настоящего изд., стр. 141.

⁵⁶ Там же, стр. 143.

растение сообщать нам о тех неясных внутренних изменениях, которые иначе полностью ускользнули бы от нас»⁵⁷.

Однако для подобных исследований важно было разработать соответствующую аппаратуру, при помощи которой «экспериментатор сможет по существу избежать личного участия в получении записи. Это будет иметь то несравнимое достоинство, что в полученных результатах не будет элементов субъективной ошибки»⁵⁸.

До настоящего времени поражает высокая чувствительность и точность приборов, при помощи которых Бос изучал явления раздражимости, движения и роста растений. Библиографы отмечают, что он конструировал приборы регистрации движений растений в течение восьми лет⁵⁹. Им был построен крескограф для измерения роста, в котором показатели роста увеличивались в десять тысяч раз, а впоследствии его же магнитный крескограф увеличивал измеряемые величины роста в десять и сто миллионов раз. Обычно для иллюстрации чувствительности приборов Боса приводят такое сравнение: если скорость улитки увеличить во столько раз, во сколько увеличен рост растения в приборе Боса, то она двигалась бы в сорок раз быстрее, чем точка в экваторе при вращении Земли вокруг своей оси.

Для записи движений растений Дж. Ч. Бос сконструировал резонирующий регистратор, а раздражения наносил индукционным током одинаковой интенсивности. Это позволило Босу ставить опыты в строго контролируемых условиях. По существу, предлагаемые методы измерения электрофизиологических характеристик растений приближались по своей точности и полноте к лучшим электрофизиологическим методам в исследованиях животных. «Здесь необходимо, — пишет Бос, — отметить следующее: во всех разобранных случаях растительная ткань по существу ведет себя так же, как и животная ткань»⁶⁰.

Еще при разработке методов Бос писал: «Я был введен в заблуждение господствующим убеждением о том, что возбудимость растений значительно ниже возбудимости животных тканей. Поэтому я пользовался излишне высокой силой тока. Это вызывало утомление с последующей потерей чувствительности. В дальнейшем я установил, что чувствительность *Mimosa* к электрическому раздражению не ниже, чем чувствительность животных»⁶¹. Так, согласно данным Боса, раздражение кончика языка электрическим током начинает восприниматься человеком при силе тока в шесть микроампер, а мимоза реагирует на силу тока в десять раз меньшую. «Иными словами, таким обычным опытом можно доказать, что *Mimosa* в десять раз чувствительнее человека!»⁶²

⁵⁷ I том настоящего изд., стр. 146.

⁵⁸ Там же, стр. 156.

⁵⁹ P. G e d d e s. Leben und Werken, p. 115.

⁶⁰ I том настоящего изд., стр. 160.

⁶¹ Там же, стр. 162.

⁶² Там же, стр. 177.

На большом экспериментальном материале он проанализировал изменения латентного периода возбуждения в зависимости от физиологических состояний организма, вызванных температурой, утомлением и влиянием вегетационного периода. В следующей серии опытов он детально изучил скорость движения листа у мимозы. Как оказалось, оба показателя в большей степени зависят, в частности, от внешних условий. Так, при 22°С скорость ответного движения равняется 10 мм/сек, при 25—105, а при 31° — 115 мм/сек. При неблагоприятных условиях латентный период удлиняется, амплитуда ответа уменьшается и период восстановления затягивается, т. е. увеличивается рефрактерный период. При благоприятных условиях возбудимость восстанавливается.

Одновременно Бос обнаружил, что возбудимость зависит от суточных физиологических процессов. В определенные часы чувствительность мимозы полностью исчезает. Таким образом, по Босу, все свойства, в том числе возбудимость и двигательная активность, находятся в прямой зависимости от физиологического состояния растения, и резкой границы между «чувствительными» и «нечувствительными» растениями проводить нельзя. При анализе утомления возбудимости растений автор снова обращает внимание на суточную периодичность, чтобы избежать неправильных выводов. «Однако, держа в памяти предысторию данного растения, экспериментатор легко может убеждаться от неправильных выводов»⁶³.

Одна из наиболее важных закономерностей, установленных Дж. Ч. Босом, относится к явлению скрытого накопления возбуждения растениями. «Возбуждение, возникшее непосредственно после раздражения, может сохраняться некоторое время в скрытом состоянии, а потом проявляться внешне. Это находит выражение в феномене многократного ответа»⁶⁴.

В первой части своего труда «Исследования раздражимости растений» Дж. Ч. Бос доказал, что у мимозы наблюдается истинное проведение возбуждения. «Если явление проведения у растений есть одно из изменений протоплазмы, — указывает Бос, — то любой фактор, который вызывает физиологические изменения, должен соответственно оказывать влияние на скорость проведения»⁶⁵. Дж. Ч. Бос, во-первых, показал, что скорость распространения импульсов у растений выше, чем скорость передвижения веществ по сосудам, во-вторых, обнаружил предпочтительное направление импульса.

В монографии «Нервный механизм растений» Бос особенно подробно анализирует скорость распространения возбуждения и доказывает неприложимость гидростатической теории для ее объяснения.

В своих монографиях («Исследования раздражимости растений», «Нервный механизм растений», «Автографы растений и их сущность») Дж. Ч. Бос

⁶³ I том настоящего изд., стр. 198.

⁶⁴ Там же, стр. 198.

⁶⁵ Там же, стр. 248.

подробно описывает опыты с применением физиологических блоков. «Задержка передающегося импульса у *Mimosa* при действии физиологического блока, — пишет Бос, — вызванного холодом, электротоком и местным действием яда, полностью опровергает гидромеханическую теорию. Результаты различных исследований приводят к противоположному выводу: проведение возбуждения в растении есть процесс, сходный в своей основе с тем, который имеется у животных. В обоих случаях он обусловлен распространением изменений протоплазмы»⁶⁶.

Дж. Ч. Бос показывает, что законы полярного действия электрического тока применимы для растений так же, как и для животных. В этом отношении «реакции недифференцированной протоплазмы растения в общем идентичны реакциям высокодифференцированных тканей животных»⁶⁷.

Наиболее подробно проанализированы Босом законы полярного действия электрического тока, где особенно ярко проявилось его экспериментальное мастерство. Подобного анализа биофизики возбуждения растительных тканей в мировой литературе не имеется. При этом важно отметить, что анализ проведен на многих видах растений, при различных напряжениях электрического тока и с различными тканями.

При изучении автоматических эндогенных ритмов Дж. Ч. Бос также провел обстоятельную серию опытов, в которых «показано насколько значительно сходство ритмической ткани растений и животных»⁶⁸.

Законы полярного действия электрического тока хорошо проявляются не только у растений, но и объясняют многие процессы, отмеченные в физиологии животных. Так, «реакции, наглядно проявляющиеся у *Biophytum*, объясняют эффекты, наблюдаемые в нервно-мышечном препарате»⁶⁹.

Необходимо отметить, что это не единичный случай, когда электрофизиологические явления сначала устанавливали в растительных клетках, а потом на нервных образованиях (Кол, Кэртис, 1938; Остерхаут, 1939; Оже, 1939; Датт, Тхакурта, 1956 и др.).⁷⁰

*

Монография «Нервный механизм растений» написана Дж. Ч. Босом после 25 лет упорных исследований ответов растений на внешние воздействия. По мнению Боса, «механические или электрические ответы являются не только индикаторами протоплазматической реакции. Три основных проявления раздражимости — сократимость, проводимость и ритмичность, — общие для всех живых тканей. Эволюция, связанная с физиологическим разделением труда, обуславливает специализированность тканей с целью лучшего выпол-

⁶⁶ I том настоящего изд., стр. 266.

⁶⁷ Там же, стр. 285.

⁶⁸ Там же, стр. 311.

⁶⁹ Там же, стр. 314.

⁷⁰ См. Комментарий.

нения отдельных функций. Однако существует последовательность во всех различных тканевых системах в отношении этих трех проявлений»⁷¹.

Дж. Ч. Бос проанализировал связь моторной и биоэлектрической активности. Он установил, что «возбудительная реакция сопровождается двумя явлениями: механическим ответом двигательного органа и электрическим ответом всех тканей, подвижных и неподвижных. Тот факт, что отрицательное колебание тока сопровождает возбудительную реакцию, доказывается одновременным наблюдением за механическим и электрическим ответами мимозы, возникающими от передаваемого возбуждения; оба ответа возникают фактически в одно время. Электрический и механический ответы являются независимыми проявлениями общего возбудительного процесса, так как электрический ответ бывает даже тогда, когда подавлено физическое движение листа... Передача возбуждения в обычном растении доказывается электрическим ответом, поскольку он имеет место даже в неподвижных тканях. Невидимый нервный импульс обнаруживается электрическим изменением отрицательного колебания тока, которое сопровождает его»⁷².

Основное внимание уделено доказательству физиологической природы передачи импульса. «Различная возбуждающая передача под катодом при включении и под анодом при выключении доказывает, что эта передача осуществляется не за счет гидромеханического изменения и не транспирационным током, а путем распространения протоплазматического возбуждения»⁷³.

После длительных опытов Бос окончательно пришел к выводу: «... остается одна альтернатива: передача (возбуждения. — А. С.) представляет собой распространение протоплазматического возбуждения, как это имеет место в нерве животного»⁷⁴. И далее: «Ввиду того что передача импульса в черешке мимозы задерживается электротоническим блоком, так же как и передача в нерве животного, очевидно, что в обоих случаях существенную роль играет один и тот же процесс; если он называется «нервным» в случае животного, то в равной мере можно применить этот термин в случае растения. Возбуждающий импульс в растениях будет обозначаться в дальнейшем как нервный импульс»⁷⁵.

Теперь нельзя согласиться с Босом относительно терминологии. В понятие «нервный» импульс вкладывается ряд специфических процессов, которых в растениях нет. Однако в основном он оказался прав. Действительно, в последующих опытах на «чувствительных» и «нечувствительных» растениях были установлены токи действия. Они распространяются главным образом по флоэме и протоксилеме со скоростью около 40 см/мин и более. Токи действия растительных клеток по своей природе очень близки токам

⁷¹ II том настоящего изд., стр. 98.

⁷² Там же, стр. 161.

⁷³ Там же, стр. 33.

⁷⁴ Там же, стр. 28.

⁷⁵ Там же, стр. 35.

действия нервных образований и многие физико-химические процессы у них одинаковы (Остерхаут, Блинкс, Оже, Умрат и др.)⁷⁶.

Единство процессов возбуждения растительных и животных клеток не вызывает сомнения. В работах по электрофизиологии животных нередко можно найти ссылки на данные, полученные на растительной клетке (А. Гизе, Д. Л. Рубинштейн, У. Ф. Флорид, Д. Н. Насонов, И. Тасаки и др.)⁷⁷.

Возникающий импульс — физиологический по своей природе и подчиняется тем же законам, что и импульс нервного образования. Начало этим крайне важным с эволюционной точки зрения исследованиям положил Дж. Ч. Бос своими трудами по раздражимости растений.

Новые возможности в анализе электрофизиологических характеристик растительных тканей открывает теория информации и весь комплекс принципов, на которых развивается кибернетика, дающая довольно четкую картину основ работы саморегулирующихся систем.

Некоторые элементы саморегулирующейся системы растительного организма установлены Дж. Ч. Босом. «Когда на какую-либо точку проводящей ткани действует внешний раздражитель, она воспринимает раздражение и приходит в состояние возбуждения. Затем это возбуждение передается по всей ткани и внешне может проявиться в некоторой отдаленной точке посредством соответствующего ответа — электрического или механического. Таким образом, существуют три отчетливых свойства организма, а именно: первое — чувствительность в точке восприятия раздражителя, которую я обозначаю как восприимчивость, второе — способность передачи возбуждения, или проводимость, и третье — проявление возбуждательного эффекта в отдаленной точке, которое я называю отзывчивостью»⁷⁸.

В заключительных главах монографии «Нервный механизм растений» Бос уделил большое внимание изучению рефлекторной дуги у растений, изучение которой важно не только для физиологии растений, но и для физиологии животных, так как «оно проливает свет на соответствующее явление у животного»⁷⁹.



Раздражимость растительных тканей и клеток связана с жизнедеятельностью всего организма, и эта связь крайне сложна. Общий обзор процессов раздражимости растительных организмов в зависимости от физиологического состояния растения дан Босом в монографии «Автографы растений и

⁷⁶ И. И. Г у н а р, А. М. С и н ю х и н. Распространяющаяся волна возбуждения у высших растений. — Докл. АН СССР, 1962, т. 142, № 4, стр. 954—956; Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений. Сообщение 1. Основные понятия, история вопроса и методы исследования. — Изв. ТСХА, 1959, № 4, стр. 7—22.

⁷⁷ А. Г и з е. Физиология клетки. М., ИЛ, 1959.

⁷⁸ II том настоящего изд., стр. 106.

⁷⁹ Там же, стр. 138.

их сущность». В этой работе дается общий и популярный обзор исследований, выполненных в Институте Боса, задачей которого является сочетание прогресса знаний с широким общедоступным их распространением.

«Предприняв исследования в области, где встречаются физика и физиология, я был поражен, обнаружив, как возникают точки соприкосновения и стираются грани между сферами живого и неживого...

Мне удалось получить от бессловесного растения красноречивую хронику внутренней жизни и переживаний, заставив его записать собственную историю. Самостоятельные записи, сделанные растением, говорят, что даже у высших животных нет таких проявлений жизни, которые не были бы предвосхищены в жизни растений»⁸⁰.

Для Дж. Ч. Боса исследования в области раздражимости растений представляют не только теоретический, но и практический интерес. «Жизнедеятельность растений, на первый взгляд, сильно отличается от жизнедеятельности животных. Но если, несмотря на кажущееся различие, можно будет доказать их общность в главном, это, несомненно, станет научным обобщением огромной важности...» и «приведет к большим успехам в области физиологии, агрономии, медицины и даже психологии»⁸¹.

Главным вопросом, безусловно, является вопрос об интерпретации полученных данных в свете материалистической философии.

В начале своих рассуждений Бос пишет: «...мы видим возможность получения некоторых типов записей ответов растения, с помощью которых можно обнаружить изменения их внутреннего состояния. Для того чтобы преуспеть в этом, мы должны, во-первых, открыть ту непреодолимую силу, которая принудит растение дать ответный сигнал, во-вторых, найти способы превращения этих сигналов в понятную форму записи, и, в-третьих, должны изучить специфическое значение записанных знаков»⁸².

Далее он пишет: «Здесь, естественно, возникает вопрос, приложимо ли к растениям понятие сознания? Трудность лежит в определении понятия сознания и в проведении черты, ниже которой сознания нет и выше которой оно входит в жизнь...

Отыскивая сходство между связанными формами, мы можем поверить в их постепенную эволюцию и благодаря трудам Дарвина приложить эту теорию к возникновению различных форм жизни. Процесс эволюции был активным не только в развитии новых форм, но и в развитии специальных механизмов преобразования различных жизненных функций. Все еще существует давно утвердившееся мнение, что физиологические механизмы животных и растений вследствие того, что они развивались по расходящимся линиям, принципиально различаются; однако представленные здесь данные дадут возможность показать полную несостоятельность такого мнения»⁸³.

⁸⁰ II том настоящего изд., стр. 171.

⁸¹ Там же, стр. 174.

⁸² Там же, стр. 175.

⁸³ Там же, стр. 189.

Дж. Ч. Бос допускал, что сознание в природе или находится в скрытом состоянии, или проявляется явно, т. е. «происходит продолжительная эволюция от зачаточного состояния к высшему совершенству»⁸⁴. Для подтверждения своих выводов Бос обращается к философским выводам Бергсона, в трудах которого он пытается найти идеи о единстве физиологических процессов.

Безусловно, при изучении раздражимости неизбежно возникает вопрос о наличии сознания у растений. Подобный вопрос возник у К. А. Тимирязева, когда он анализировал чувствительность растений⁸⁵. Напомним, что Ч. Дарвин также допускал «мозговую» функцию корней⁸⁶, а И. П. Павлов спрашивал: «Движение растений к свету и отыскивание истины путем математического анализа — не есть ли в сущности явления одного и того же ряда?»⁸⁷

Однако стихийный материализм не мог дать Босу правильного ответа. Попытки объединить живую природу без отчетливого понимания специфических особенностей нервных процессов и процессов психики с процессами раздражимости растений неизбежно ведут к упрощениям и неверным выводам. Наука того времени не могла дать ответ на вопрос о возникновении сознания в живой природе. Однако фактический материал, полученный Босом, вполне отвечает методическим требованиям и заслуживает самого серьезного изучения.

Ф. Энгельс опровергал антидарвинское утверждение Дюринга о том, что приспособление может быть только у тех организмов, у которых есть нервная система и которые поэтому обладают способностью к ощущению. На утверждение Дюринга о том, что «растения совершенно и навсегда лишены самого слабого подобия ощущения и даже всякой способности к нему», Энгельс замечает: «...разве чувствительные растения, свертывающие при самом слабом прикосновении к ним свои листья или свои цветы, разве насекомоядные растения — лишены самого слабого подобия ощущения и даже всякой способности к ощущению?». Далее он пишет: «Ощущение связано необходимым образом не с нервами, но, конечно, с некоторыми, до сих пор не установленными более точно, белковыми телами»⁸⁸.

Основные теоретические вопросы проблемы раздражимости в свете марксистской философии рассмотрены в работе И. И. Гунара «Проблема раздражимости растений и дальнейшее развитие физиологии растений»⁸⁹.

Ф. Энгельс, оценивая работы Дарвина по движению растений в свете эволюционного учения, указывал, что благодаря этим исследованиям «... не только стало возможным объяснение существующих представителей органической жизни, но и дана основа для предыстории человеческого духа, для

⁸⁴ Там же, стр. 190.

⁸⁵ К. А. Тимирязев. Избранные сочинения, т. 3, 1949, стр. 315.

⁸⁶ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 8, 1941.

⁸⁷ И. П. Павлов. Сочинения, т. 3, кн. 1, 1951, стр. 38.

⁸⁸ Ф. Энгельс. Анти-Дюринг, 1952, стр. 75.

⁸⁹ Изв. ТСХА, 1953, № 2, стр. 3—26.

прослеживания различных ступеней его развития, начиная от простой, бесструктурной, но ощущающей раздражения протоплазмы низших организмов и кончая мыслящим мозгом человека. А без этой предыстории существование мыслящего человеческого мозга остается чудом»⁹⁰.

В. И. Ленин в работе «Материализм и эмпириокритицизм» дал дальнейшее подробное теоретическое обоснование учению о раздражимости. Им выдвинуто положение, что «вся материя обладает свойством, по существу родственным с ощущением, свойством отражения»⁹¹.

В. И. Ленин указывает, что «ощущение есть функция определенным образом организованной материи» и что «в ясно выраженной форме ощущение связано только с высшими формами материи (органическая материя)»⁹².

И. И. Гунар справедливо отметил, что теоретические предпосылки работ Боса во многом не могут удовлетворить современный уровень науки, хотя в целом его экспериментальная работа является продолжением работ Дарвина по этому вопросу⁹³.

Дж. Ч. Бос активно боролся против религиозных представлений в биологии. В частности, он провел специальные подробные опыты с богомольной пальмой из Фаридпура. Это дерево в «благоговении» склоняло свою вершину, когда в храме звонили колокола, призывая верующих к вечерней молитве. Утром дерево выпрямлялось и «моление» повторялось ежедневно.

Бос по этому поводу писал: «Естествознание не верит в необъяснимые тайны, поскольку ничего сверхъестественного нет, а есть лишь загадочные явления, причины которых до сих пор не раскрыты»⁹⁴. Собрав все факты, он показал, что влияние температуры и света — единственные причины загадочных явлений. Им была выполнена детальная серия «богохульных» опытов и безупречно доказана физиологическая причина подобных явлений.

Бос ставит перед собой задачу дать ответ о причинах появления жизни на Земле, т. е. живого из неживого. Он особенно отмечает необходимость учета явлений раздражимости в этом сложном процессе, однако дать правильный ответ на этот вопрос не может. Он пишет: «Где среди этих явлений можно провести границу и сказать: «Здесь кончается физический процесс, а здесь начинается физиологический?» Вряд ли такая линия может быть проведена»⁹⁵.

В своих исследованиях Дж. Ч. Бос не обходил нерешенные проблемы, а решал их. Создав оригинальную экспериментальную базу, он постоянно усовершенствовал ее для решения новых принципиальных вопросов общей физиологии и биофизики. «Каждый шаг науки осуществляется включением

⁹⁰ Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1952, стр. 156.

⁹¹ В. И. Ленин. Полное собрание сочинений, изд. 4, т. 14, стр. 81.

⁹² Там же, стр. 51 и 34.

⁹³ И. И. Гунар. «Проблема раздражимости растений...» — Изв. ТСХА, 1953, № 2, стр. 14.

⁹⁴ II том настоящего изд., стр. 208.

⁹⁵ Там же, стр. 218.

того, что казалось противоречивым и непонятным, в новое и гармонически простое. Передовая наука всегда движется к ясному пониманию всеобщего единства видимых противоречий»⁹⁶.

Раздражимость есть присущее всякому живому образованию свойство определенным образом и, как правило, целесообразным образом реагировать на воздействия факторов внешней среды. Это одна из центральных проблем общей биологии.

Раздражимость — это специфическое свойство живых систем. «Раздражение протоплазмы и реакция протоплазмы имеются налицо всюду, — писал Энгельс, — где есть живая протоплазма»⁹⁷.

На большую роль процессов раздражимости в физиологии указывал Ч. Дарвин. В частности, в книге «Способность растений к движению» он писал: «Самая поразительная черта сходства есть сосредоточение их чувствительности и передача раздражения от получившей раздражение части к другой, которая вследствие этого приходит в движение. Однако растения не имеют ни нервов, ни центральной нервной системы».

К. А. Тимирязев в специальной статье, посвященной детальному анализу работ Боса, подробно указывал на важную роль раздражимости в физиологических процессах. В свою очередь, сам К. А. Тимирязев подчеркивал, что «если у растений подтвердится (предполагаемое некоторыми учеными) существование известных путей, по которым раздражение сообщается быстрее, чем по другим, то и в них придется признать нечто, по крайней мере физиологически соответствующее нервам»⁹⁸.

В настоящее время можно с уверенностью отметить, что вывод Боса о том, что у растений имеется механизм, аналогичный по своим функциям нервной системе у животных, совершенно правильный. Многие электрофизиологи животных проводили свои исследования на растительных клетках — Герман, Дюбуа Реймон, Умрат, Остерхаут, Блинкс, Коштоянц, Дейнти и др.

В последующих работах по электрофизиологии выводы Боса нашли подтверждение и дальнейшее развитие. Во всех исследованиях показано, что слабые и надпороговые раздражители возбуждают растительные ткани, но, действуя более продолжительное время, они понижают чувствительность (Леваковский, 1866, 1867). Леваковским была установлена зависимость биопотенциалов у растений от их возраста, физиологического состояния и условий среды.

Вяземский (1901), Кокетсу (1923), Умрат (1953), Остерхаут (1936), Хауинк (1935), Лоу Чень-хо (1958), Озолина (1963) у «чувствительных» высших растений и некоторых водорослей установили наличие токов действия.

Суммация подпороговых раздражений растениями подтверждена Штейнаком (1908), Квасовым (1949), Герхандом и Эрингом (1957), Лялиным (1964).

⁹⁶ II том настоящего изд., стр. 219.

⁹⁷ Ф. Энгельс. Анти-Дюринг, 1952, стр. 321.

⁹⁸ К. А. Тимирязев. Избранные сочинения, т. 3, 1949, стр. 315.

Открытие метаболических потенциалов и их связь с поляризацией растительных тканей при действии света (Уоллер, 1903) и при изменении положения органов растений в пространстве послужило основой Холодному и Венту для разработки теории тропизмов. В работах Лунда (1947), Шранка (1957), Тока (1950), Окамота (1958), Нишизаки (1963) и других ученых подробно изучалась электрофизиологическая характеристика растительных тканей в ответ на внешние воздействия. Мелешенко и Лялин (1963) изучали импедансную характеристику растительных тканей.

Было обнаружено, что ритмические изменения биоэлектрических потенциалов наблюдаются у высших растений (Хведелидзе, 1958), а также в плазмодиях миксомицетов (Кенион и Абе, 1950; Ток, 1954).

В настоящее время установлено, что токи действия распространяются по проводящим пучкам высших растений со скоростью до 80 мм/мин и вызывают изменения в газовом обмене листьев и состоянии протоплазмы клеток. Эти работы позволяют наметить конкретные представления о роли раздражимости в физиологических процессах. Представление о том, что токи действия являются носителями информации в растительном организме, существенно дополняют наши знания о целостности растений (Горчаков, 1964).

Труды Дж. Ч. Боса являются классическими работами в физиологии растений. Они открыли новые свойства растительных клеток, внесли существенный вклад не только в электрофизиологию, но и в эволюционную физиологию.

Развитие новых методов, в частности микроэлектродной техники, активационного анализа, изотопного метода и пламенной фотометрии, позволило провести анализ одиночного тока действия у растительной клетки. В целом механизм генерации тока действия у животных клеток близок к механизму генерации тока действия растительных образований. В частности, установление связи тока действия с соответственным снижением импеданса было сначала открыто у растений, а впоследствии в нервных клетках.

Кибернетика позволила заново проанализировать понятие о раздражимой или регулируемой системах растения⁹⁹. При этом электрофизиологические методы получили еще более важное теоретическое значение. До недавнего времени считалось, что электрофизиологические методы служат для регистрации тех явлений, которые, в лучшем случае, только уточняют уже известные нам механизмы. Сейчас всем ясно, что эти методы открывают крайне важные закономерности, без которых не может развиваться биоклибернетика. Резко расширились наши представления о целостности растительного организма. Установление суточной ритмики биоэлектрических потенциалов

⁹⁹ И. И. Г у н а р, А. М. С и н ю х и н. Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений. — Изв. ТСХА, 1959, № 4, стр. 7—22; Распространяющаяся волна возбуждения у высших растений. — Докл. АН СССР, 1962, т. 142, № 4, стр. 954—956; Функциональное значение токов действия в изменении газообмена высших растений. — Физиология растений, 1963, т. 10, вып. 3, стр. 265—274.

позволило открыть наличие у растений управляющих биотоков. Через автоматические установки растения способны регулировать продолжительность и интенсивность светового потока, температуру тела и подачу питательного раствора в сосуд с корневой системой.

Выясняется, что биоэлектрическая характеристика здорового и больного растения неодинакова.

Бурное развитие электроники позволяет не только проникнуть в тайны раздражимой системы, но активно вмешиваться, а иногда и управлять ею.

Если в Западной Европе работы Дж. Ч. Боса встречены сдержанно, то в нашей стране они получили высокую оценку. О работах Боса писали Тимирязев, Крашенинников, Вульф, Львов, Коштыянец, Талиев и Холодный. К. А. Тимирязев особо отмечал, что свою книгу «Реакция в живом и неживом» «оригинальную по замыслу и богатую по содержанию» Бос посвящает своим соотечественникам¹⁰⁰. Оценивая работу «Исследования раздражимости растений» Тимирязев указывал, что эта книга «должна быть сразу признана классическою в этой сложной, крайне любопытной и важной области физиологического исследования». В своем обзоре Тимирязев дает очень подробный анализ этого «капитального труда, замечательного по блестящей обработке экспериментальных приемов и по глубокому знанию некоторых выводов, являющихся новым завоеванием научной физиологии, новым поражением витализма»¹⁰¹.

Оценивая исследования Боса, Н. Г. Холодный писал, что его «опыты поставлены с применением изумительных по тонкости и чувствительности методов». Далее Н. Г. Холодный отмечает: «Усганавливая ряд новых физиологических аналогий между животными и растительными организмами, Бос указывал на большое значение этих данных с точки зрения эволюционного учения и в то же время высказывал надежду, что многие затруднительные задачи животной физиологии найдут себе разрешение в экспериментальной физиологии, найдут себе разрешение в экспериментальных условиях растительной физиологии. Такой подход к явлениям раздражимости у растений, вполне отвечающий духу и традициям Ч. Дарвина, должен был вызвать, конечно, заслуженное одобрение со стороны К. А. Тимирязева»¹⁰².

В свете последних достижений современной электрофизиологии растений наиболее ярко виден тот трудный научный путь, который прошел Дж. Ч. Бос. Его труды по раздражимости растений являются классическими образцами глубины теоретического анализа и экспериментального мастерства.

¹⁰⁰ К. А. Тимирязев. Сочинения, т. 8, стр. 204.

¹⁰¹ Там же, стр. 205.

¹⁰² Н. Г. Холодный. Избранные труды, т. 2, Изд. АН УССР, Киев, стр. 9.

КОММЕНТАРИЙ

Нервный механизм растений

[1] Перевод книги *The Nervous Mechanism of Plants*. New York, Toronto, Bombay, Calcutta and Madras, Longmans, Green and Co, 1926. Стр. 9.

[2] «Реакция в живом и неживом». *Response in living and non-living*. London—New York, Longmans, Green and Co, 1902.

Перевод этой книги опубликован в первом томе настоящего издания. Стр. 9.

[3] «Ответ растения» (1906). — *Plant response as a means of physical investigation*. London—New York and Bombay, Longmans, Green and Co, 1906. Стр. 9.

[4] Под терминами «нерв растения», «нервные ткани» и т. д. Дж. Ч. Бос имеет в виду наличие у растений специализированных тканей для проведения импульсов возбуждения. Как видно из текста, такими специализированными тканями являются проводящие пучки. По флэмным пучкам проводимость возбуждения значительно выше, чем, например, по ларенхимным тканям. Согласно современным данным, вывод Боса о большей скорости распространения возбуждения по проводящим элементам подтвердился (см. И. И. Гу-Докл. АН СССР, 1962, т. 142, № 4, стр. 954—956; В. В. Горчаков. Характеристики происхождения биопотенциалов», Изд-во «Наука», 1964). По Босу, токи действия у мимозы распространяются по наружной и внутренней флоэме. Точнее, они распространяются по флоэме и протоксилеме. Термином «внутренняя флоэма» Бос называл протоксилему. Стр. 10.

[5] См. «Исследования раздражимости растений». Перевод опубликован в первом томе настоящего издания. Стр. 10.

[6] «Раздражимость растений» (1913). — *Researches on irritability of plants*. London and New York, Longmans, Green and Co, 1913. Стр. 10.

[7] Опыт по изучению превращения афферентного (или сенсорного) импульса в эфферентный (или моторный) импульс в рефлекторной дуге подушечки *Mimosa pudica* подробно описан Дж. Ч. Босом в монографии «Исследования раздражимости растений». Стр. 10.

[8] Терминами «нервный механизм», «нервный процесс», «нервный импульс» и т. д. Дж. Ч. Бос определял возникновение и передачу возбуждения с очень большой скоростью. При этом переход местного возбуждения в распространяющееся и форма его передачи аналогичны подобным процессам в животных тканях. Наблюдения Дж. Ч. Боса полностью подтвердились (И. И. Гуна-Проблема раздражимости растений и дальнейшее развитие физиологии растений. — Изв. ТСХА, 1953, № 2, стр. 3—26). Стр. 11.

[9] См. библиографию трудов Дж. Ч. Боса в конце этого тома. Стр. 11.

[10] О работах см. подробнее в обзоре: С. Д. Львов. О распространении раздражений у растений. — Новые идеи в биологии, сб. № 11, 1925; Новое в физиологии растений, сб. № 1, 1925. Стр. 19.

[11] Влияние обводненности тканей на моторную активность отмечалось в последующих работах. См., например: Б. Ф. Поглазов. О механизме элементарных движений живых существ. — Успехи совр. биологии, 1961, т. 51, в. 1, стр. 62—73. Dutt B., Guha Thakurta A. Loss of turgor in the pulvinus of *Mimosa pudica* due to excitation contraction. Trans. Bose. Res. Inst., v. 31. 1956—7, p. 51—59.

Безусловно, моторная активность тесно связана с общей раздражимостью организма, осмотическими свойствами и энергетическим балансом тканей. Особая роль в движении растений принадлежит АТФ (В. А. Энгельгардт. Некоторые проблемы современной биохимии, Изд-во АН СССР, 1959). Электрополярность тканей и внешняя ЭДС влияют на поступление веществ в ткани, а также на передвижение веществ высокой физиологической активности. (H. Lundegårdh. Electrochemical relations between the root system and soil.— Soil science, 1942, v. 54, 3, 177—191; E. L. Breazeale, N. T. McGeorge. Cation uptake by plants as affected by an applied potential.— Soil science, 1953, v. 75, 6; E. L. Breazeale, N. T. McGeorge. Relation between electrical conductance and cation uptake by tomato plants.— Soil science, 1955, v. 80, 5; E. J. Lund. Bioelectric fields and growth. Texas, 1947; A. R. Schrank. Electrical polarity and auxins.— Plant Growth Substances, Ed. Scoog. 1951.) *Смр. 19.*

[12] Дж. Ч. Бос имеет в виду, что хорошо развитые растения, находящиеся в нормальном физиологическом состоянии, имеют низкий порог возбуждения (И. И. Гунар, А. М. Синюхин, Л. Я. Сална, Л. А. Царева. Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений.— Изв. ТСХА, 1961, № 2). *Смр. 31.*

[13] Гистохимические исследования растительных тканей подробно освещены в работе: В. Г. Конярев. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., Изд-во Высшая школа, 1959.

Согласно работам А. Л. Курсанова и его сотрудников (Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. XX Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР, 1960), проводящие пучки характеризуются высокой метаболической активностью. *Смр. 39.*

[14] Этот вывод Боса о том, что характеристики нервного проведения в растениях аналогичны характеристикам нервного проведения у животных, имеет глубокое теоретическое эволюционное значение. Он нашел полную поддержку в современной биофизической литературе (см. Современные проблемы биофизики, т. 1—2. Сборник статей. ИЛ, М., 1961). *Смр. 52.*

[15] Под термином «механический ответ» Бос имеет в виду способность мимозы в ответ на внешнее воздействие опускать листья и листовые черешки. *Смр. 53.*

[16] Plant response as a means of physical investigation. London—New York and Bombay, Longmans, Green and Co., 1906. *Смр. 75.*

[17] Одной из больших заслуг Дж. Ч. Боса является широкое применение метода записей движения растений в виде кимограмм. Ранее в физиологии растений он почти не применялся. Дж. Ч. Бос подробно проанализировал все источники возможных ошибок и на основе их предложил различные типы записывающих приборов, которые подробно описаны в книгах «Исследования раздражимости растений», «Нервный механизм растений» и «Автографы растений и их сущность». *Смр. 78.*

[18] В исследованиях, выполненных при помощи микроэлектродной техники, установлено, что возбуждение распространяется по флоэме и протоксилеме. Этот вывод полностью совпадает с выводом Дж. Ч. Боса о том, что возбуждение передается не только по флоэме, но также и по протоксилеме, локализованной во внутренней части пучка. По Босу, эта ткань состоит из вытянутых паренхимных клеток и не содержит ситовидных трубок. Протоксилема локализована именно с внутренней стороны проводящих сосудов и содержит удлинённые клетки. Их размер составляет около 10 мк в диаметре и 120 мк в длину. Согласно нашим данным, полученным микроэлектродной техникой, потенциал покоя мелких клеток флоэмы и протоксилемы составляет 150—160 мВ, а клетки эпидермиса, коры и сердцевинны характеризуются потенциалом покоя около 50 мВ. При возбуждении потенциал действия распространяется по клеткам с высоким потенциалом покоя, т. е. по мелким клеткам флоэмы и протоксилемы. Потенциал действия составляет у флоэмы -22 ± 15 мВ, а у протоксилемы -19 ± 13 мВ. Характерно, что крупные клетки флоэмы имеют потенциал покоя около -60 мВ, у них также не регистрируются потенциалы действия: Такао Сибаoka. Excitable cells in Mimosa. Science, V. 137, 3525, p. 226, 1962.

Явление анизотропии широко распространено у растений. Оно имеет большое биологическое значение особенно в морфологии и анатомии тканей и органов. (В. Ф. Раздорский. Архитектоника растений. М. Изд-во Советская наука, 1955).

При выращивании растений Бос пользовался красным светом, который до недавнего времени считали индифферентным при реакциях тропизма. Необходимо отметить, что красный свет оказывает определенное влияние на реакции растений. Так, когда свет того или иного качества дается в виде освещения, прерывающего период темноты, то наибольшее фотопериодическое воздействие вызывают красные лучи (В. А. Катунский.— Докл. АН СССР, 1937, т. 15, № 8). Бортовик в своих исследованиях (Proc. Nat. Acad. Sci., 1959, v. 145, p. 12) обнаружил, что далекие инфракрасные лучи (7300 Å) действуют как антагонисты красных лучей (6500 Å). При этом обнаружилось, что далекие инфракрасные лучи подавляют не только фотопериодические реакции, но и процессы, индуцированные красным светом, например прорастание семян, чувствительных к освещению, усиленный рост стебля и листьев, образование антоциана и т. п. *Смр. 79.*

[19] Эта работа Боса переведена в первом томе настоящего издания. *Смр. 81.*

[20] Вильгельм Эйнтховен — основоположник электрокардиографии — родился в 1860 г. в г. Семаранг (Индонезия, остров Ява). В 1878 г. поступил на медицинский факультет Утрехтского университета (Голландия), где учился у Б. Бэллорта, Г. Костера и Ф. Дондерса. В 1885 г. Эйнтховен был приглашен на кафедру физиологии и гистологии Лейденского университета, которой руководил до самой смерти (1927). Во времена Эйнтховена широко использовался капиллярный электрометр французского физика Г. В. Липпмана. После долгих поисков в 1903 г. В. Эйнтховен сконструировал новый инструмент — струнный гальванометр, применение которого стало важной вехой в истории электрофизиологии. В 1924 г. ему была присуждена Нобелевская премия. Подробности о жизни и творчестве Эйнтховена смотрите в кн.: Н. А. Григорян. Александр Филиппович Самойлов. М., Изд-во АН СССР, 1963; E. Wenskebach. Einthoven W.— Deutsche medizinische Wochenschrift, 1927, № 5, S. 2176; S. Hoogerwerf. Leven en werken van Willem Einthoven.— Grondlegger van de Electrocardiografie, 1955. *Смр. 86.*

[21] Maiden—Hair Fern (Adiantum) Папоротник — Девичьи волосы. *Смр. 101.*

[22] Comparative electro-physiology. A physico-physiological study. London—New York, Longmans, Green and Co., 1907. *Смр. 102, 107.*

[23] О современной теории распространения нервного импульса см.: И. Тасаки. Проведение нервного импульса. М., ИЛ, 1957; Д. С. Воронцов. Общая электрофизиология. М., Медгиз, 1961; А. Гизе. Физиология клетки. М., ИЛ, 1959. Д. Н. Насонов. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М., Изд-во АН СССР, 1959. Эклс Дж. Физиология нервных клеток. М., ИЛ, 1959. *Смр. 106.*

[24] Plants autographs and their revelations, 1927; The Motor Mechanism of Plants, 1928. *Смр. 120.*

[25] В оригинале — pulvinoid. *Смр. 130.*

[26] О движении растений см.: П. А. Генкель. Работы Дж. Ч. Боса в области физиологии растений. — Вопросы истории естествознания и техники, вып. 8, 1959; А. Б. Коган. О временных связях в растениях. — Тезисы и рефераты докладов 3-го Научного совещания по эволюционной физиологии, посвященные памяти Л. А. Орбели, Ленинград, 1961. *Смр. 130.*

[27] В настоящее время с развитием радиоэлектроники и созданием специальной аппаратуры для изучения электрофизиологических процессов скорости распространения нервных импульсов в животных тканях хорошо изучены. (Современные проблемы биофизики. т. 2. М., ИЛ, 1962; Д. Н. Насонов. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М., Изд-во АН СССР, 1959). *Смр. 139.*

[28] Response in living and non-living, 1902; Researches on irritability of plants, 1913. Обе книги переведены и опубликованы в первом томе настоящего издания. *Смр. 152.*

[29] Дж. Ч. Бос имеет в виду, в частности, «Исследования раздражимости растений». *Смр. 156.*

[30] Обнаруженное Босом наличие двух процессов в флоэмном пучке растения, т. е. передвижения веществ и быстрой передачи токов действия, подтвердилось последующими исследованиями. Дж. Ч. Бос справедливо отмечает, что многие физиологи не разделяют процесс передвижения веществ от процесса распространения возбуждения, а это ведет к неверным заключениям. Однако нельзя утверждать, что передвижение веществ — физи-

ческий процесс, а распространение возбуждения — физиологический. Оба явления зависят от физиологического состояния организма, и биофизика передвижения веществ в организме имеет глубокую физиологическую природу, о чем Бос подробно писал в монографии: *The physiology of the ascent of sap. London—New York, Longmans, Green and Co., 1923. Стр. 156.*

[31] О задержке импульса при помощи блока см.: И. Т а с а к и. Проведение нервного импульса. М., ИЛ, 1957; Д. Н. Н а с о н о в. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М., Изд-во АН СССР, 1959. Стр. 159.

[32] Сравнивая физиологическую реакцию животных и растений, Ч. Дарвин писал, что «самая поразительная черта сходства есть сосредоточение чувствительности и передача раздражения от получившей раздражение части к другой, которая вследствие этого приходит в движение. Однако растения не имеют ни нервов, ни центральной нервной системы». Многие физиологи обращали внимание на общность физиологических отравлений. И. П. Павлов говорил: «У растений нервная система еще не выделена в особую ткань, и принцип, функция ее разлита по всем клеткам».

Электрофизиологические исследования свидетельствуют о единстве процессов и явлений в живой природе. Как оказывается, у растений также есть механизм, аналогичный по своим функциональным свойствам нервной системе животных. К. А. Тимирязев писал: «Если у растений подтвердится (предполагаемое некоторыми учеными) существование известных путей, по которым раздражение передается быстрее, чем по другим, то и в них придется признать нечто, по крайней мере физиологически, соответствующее нервам». Наличие у растений токов действия, подобных тем, которые наблюдаются в нервах, их функциональная активность свидетельствует о глубоком единстве живой природы. Изучение «нервного» механизма у безнервных организмов позволяет понять предисторию человеческого мышления. И. П. Павлов указывал: «...идя путем объективных исследований, мы постепенно дойдем до полного анализа того беспредельного приспособления во всем его объеме, которое составляет жизнь на земле. Движение растения к свету и отыскивание истины путем математического анализа — не есть ли в сущности явления одного и того же рода? Не есть ли это последние звенья почти бесконечной цепи приспособлений, осуществляемых во всем живом мире?».

У истоков электрофизиологии растений стоит Дж. Ч. Бос, сделавший существенный вклад в изучение многих новых явлений в жизнедеятельности растительного организма. Стр. 167.

Автографы растений и их сущность

[1] Перевод осуществлен с книги *Plant autographs and their revelations. Calcutta, Bose Institute, 1955. Стр. 171.*

[2] Дж. Ч. Бос имеет в виду проникновение в физику и химию живого и выяснение внутренней организации физиологических процессов. При открытии института в Калькутте Бос говорил: «В процессе моих исследований, помимо своей воли, я проник в пограничные районы физики и физиологии и был изумлен, обнаружив тесные контакты и связующие нити между областями Живого и Неживого. Считалось, что неорганическая материя не представляет собой ничего, кроме инертной массы, хотя, правда, была обнаружена ее способность к колебаниям под действием различных сил. Эта способность оказалась обычной реакцией, которой подчиняются металлы, растения и животные по одному общему закону. Они все подвержены утомлению и угнетению наряду с возможностью к восстановлению и стимуляции, а также состоянию постоянной необратимости, связанной со смертью».

В этой же речи Бос говорил: «Работы, уже проведенные в моей лаборатории, и неожиданные открытия из жизни растений, предзнаменуют разрешение загадок из жизни высших животных, открывают весьма обширные области исследования для физики, медицины, сельского хозяйства и даже психологии. Эти вопросы, видимо, более знаменательны, чем обычные открытия физиков и физиологов, ибо они затрагивают интересы и явления, досих пор так или иначе делимые между ними. При изучении природы возникает необходимость в двойственной точке зрения, необходимость гармонического единого взаимодействия

биологической мысли в физических работах и физического подхода к биологическим работам».

Комментируемая книга дает общий обзор единства реакций в органическом мире и доказывает и материалистическую природу. В той же речи Бос особенно подчеркнул необходимость подобной работы. «Чрезмерная специализация современной науки привела к опасности потери основной мысли, что может существовать лишь одна истина, одна наука, которая включает в себя все отрасли знания. Как хаотично все, встречающееся в природе! Является ли природа Миром, где человеческий ум в один прекрасный день откроет единый ход последовательности, порядок или закон? Индия с ее образом мышления особенно подходит для воплощения идеи единства и для понимания мира явлений в общем смысле. Именно это направление мысли привело меня к объединению различных наук и сформировало ход моей работы в ее постоянном выборе между теоретическим и практическим, от исследования неорганического мира и до изучения организованной жизни и ее многочисленных проявлений в росте, движении и даже ощущениях. Таким образом, линии физики, физиологии и психологии сходятся и встречаются. И здесь будут объединяться те, кто отыщет среди многих других себе подобных». Стр. 171.

[3] Впервые детальное изучение движений растений с точки зрения эволюционной теории начал Ч. Дарвин (Соч., т. 8. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941). Он в течение 20 лет вел обстоятельные исследования в этой области, и ему много помогал сын, Френсис, который впоследствии стал крупным физиологом растений. Будучи студентом, Бос слушал лекции Френсиса Дарвина. Работы Ч. Дарвина показали, что движения растений представляют собой целесообразный ответ организма, направленный на сохранение индивидуума при неблагоприятных внешних условиях. Для Дарвина, например, движения усиков — это типичный ответ раздражимости. При этом чувствительность отдельных органов очень велика. Так, у усиков *Sicyos angulatus* наблюдается ответ под влиянием веса в 0,00025 мг. Одновременно установлена избирательность в ответах, в частности, те же усики совершенно не отвечают на удары капель дождя.

Напомним, что работы Дарвина были встречены резкой критикой некоторых физиологов (Ю.Сако, Ю. Визнер). Ч. Дарвин постоянно подчеркивал аналогию между двигательными ответами животных и растений. По мнению Визнера, такая аналогия не имеет ничего общего с «трезвым естествознанием». «Проводя параллель между движением растений и гораздо более сложными процессами в животном организме, — пишет Визнер, — мы не только ничего не выигрываем, но еще более удаляемся от нашей цели. Нужно думать..., что многие из загадочных явлений движения у растений можно свести к простым механическим процессам. А коль скоро эти формы движения удастся объяснить естественнонаучно, т. е. механически, то будет более правильным поставить их на низшую ступень, чтобы понять представляющиеся нам аналогичными, но, безусловно, более сложные процессы в животном организме».

Подобное открытое отождествление физиологических явлений с простыми механическими процессами, конечно, оказалось малопродуктивным. (Н. Г. Х о л о д н ы й. Ч. Дарвин и учение о движениях растительного организма.—Ч. Д а р в и н. Соч., т. 8, стр. 5—34. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941).

Подход Ч. Дарвина к изучению движений растений оказался необычайно плодотворным, и в этом направлении работал Дж. Ч. Бос. Стр. 174.

[4] Под термином «эфир» принималась гипотетическая материальная среда, заполняющая пространство. Представление об эфире в современной физике заменено представлением о материальном поле, не сводимом к механической среде. У Дж. Боса под термином эфир принимаются световые волны. Стр. 188.

[5] Автор имеет в виду, что характер южан более темпераментный, чем у северян, но это очень общее заключение. Оно не имеет никакого отношения к расовым особенностям. Стр. 189.

[6] Вопрос о приложимости к растениям понятия «сознание» возникал в ботанической литературе неоднократно. Его критический анализ в свете материалистической философии дан в работе: И. И. Г у н а р. Проблема раздражимости растений и дальнейшее развитие физиологии растений.—Изв. ТСХА, 1953, № 2, стр. 3—26. Стр. 189.

[7] А. Бергсон (1859—1941) — французский буржуазный философ-идеалист, профессор Коллеж де Франс, лауреат Нобелевской премии. По Бергсону, «длительность», или «конкретное время», отрывается от материи, движения, развития явлений природы и общества и рассматривается как внутренняя подосновательная основа психологического. В. И. Ленин указывал, что «время вне временных вещей — бог» (Философские тетради, 1947, стр. 48). Материалистическая оценка философских взглядов А. Бергсона дана в «Философской энциклопедии» (т. 1, стр. 147—148, Изд-во «Советская энциклопедия», 1960). *Стр. 189.*

[8] Подробнее об этом явлении см.: П. А. Генкель. Работы Джагдипа Чандра Боса в области физиологии растений. — Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 26—32. *Стр. 213.*

[9] К сожалению, в большинстве исследований, посвященных происхождению жизни на Земле, отсутствует анализ возникновения раздражимости у живых существ. В теоретических рассуждениях Дж. Ч. Боса механицизм особенно отчетливо проявляется именно в отождествлении качественных характеристик живого и неживого. *Стр. 216.*

[10] Несмотря на единство живого и неживого, живое качественно отличается от неживого способностью к самовоспроизведению, саморегулируемости во времени и пространстве. Живое отличается особым типом обмена веществ белковых тел и т. д. Подробнее характеристика живого в свете последних достижений естествознания дана в работе: А. И. О п а р и н. Жизнь как форма движения материи. М., Изд-во АН СССР, 1963. *Стр. 218.*

[11] Дюйм соответствует 2,54 см. *Стр. 243.*

[12] Фут равен 0,305 м. *Стр. 246.*

[13] Миля соответствует 7,468 км. *Стр. 246.*

[14] Десмодиум (*Desmodium gyrans*). *Стр. 248.*

[15] Теория статолитов обсуждается в учебных пособиях: Н. А. М а к с и м о в. Физиология растений, Сельхозгиз, 1949; Б. А. Р у б и н. Курс физиологии растений, Изд-во «Высшая школа», 1958. *Стр. 254.*

[16] О работах Бейлиса см.: Сб. Bioelectric fields and growth. Ed. Lund E. J. Austin, 1947. *Стр. 258.*

[17] Ранее допускалось, что красный свет неэффективен в ростовых реакциях. Как показывают последние работы, красный свет оказывает определенное влияние на ответы растения. Так, инфракрасные лучи подавляют не только фотопериодические реакции, но и процессы, индуцированные красным светом, например прорастание семян, чувствительных к освещению, усиленный рост стебля и листьев, образование антоциана: A. B o r t - v i c. Proc. Nat. Acad. of Sci., vol. 145, p. 12, 1959. Р. В а н Д е р В и н, Г. М а й е р. Свет и рост растений М., Сельхозгиз, 1962. *Стр. 265.*

[18] Ярд соответствует 0,9144 м. *Стр. 286.*

[19] В оригинале — Plant-Feeler. *Стр. 296.*

[20] Как видно из текста, под термином витамины Бос принимает такую группу веществ, как экстракт щитовидной железы, йод и т. п., которые в очень малых дозах вызывают эффект. Перечисленные стимуляторы в группу витаминов не входят. *Стр. 310.*

[21] Дж. Ч. Бос при изложении материала использует слова религиозного лексикона: «мученик», «экстаз святого» и т. п. Напомним, что комментируемая книга — популярное изложение его классических опытов. Они ничего общего не имеют с религией. При описании опытов с «богомольной пальмой» особенно отчетливо видна антирелигиозная сущность описываемых опытов. *Стр. 339.*

[22] О ритмической активности см.: Э. Б ю н н и н г. Ритмы физиологических процессов. М., ИЛ, 1961. *Стр. 340.*

[23] Бос большое внимание уделял распространению знаний среди индийского народа. В речи по случаю открытия института в Калькутте он говорил: «Продвижение науки вперед, так же как и распространение знаний, — основная цель этого института. Мы находимся сейчас в самом большом из многих помещений этого Дома Знаний — в его лекционном зале. В добавление к использованию этой большой аудитории я намерен постоянно связывать совершенствование знаний с возможно более широким публичным распространением их и буду делать это без всяких академических ограничений отныне и впредь, для всех рас и языков, равно как для мужчин, так и для женщин, и для всех, приходящих в любое

время. В лекциях, читаемых полуторатысячной аудитории, будет говориться о новых открытиях, которые впервые будут выносятся на публичное обозрение. Так мы непрерывно будем поддерживать высокое назначение этого огромного вместилища знаний, принимая активное участие как в прогрессе, так и в распространении знаний.

Мне хочется, чтобы лаборатории института, насколько только могут позволить ограниченные размеры помещений, были бы доступны ученым из других стран. Этим я пытаюсь следовать традициям моей страны, которая еще 25 веков тому назад широко открыла двери всем ученым из различных частей света в окрестностях наших древнейших очагов культуры Наланда и Таксила» (см.: J. C. Bose. Plant autographs and their revelations. Calcutta, 1955).

Оценивая современное состояние проблемы раздражимости растений, А. Л. Курсанов (1964) пишет: «Серьезного внимания заслуживают исследования явлений раздражимости у растений — прежде эти исследования осуществлялись главным образом применительно к животным организмам. Раздражимость и способы ее передачи в растениях изучаются теперь с помощью весьма совершенных методов, и это шаг за шагом раскрывает сложную картину реагирования растений на изменение внешних условий. Это помогает также понять принципы координации деятельности отдельных частей организма, что основано на передаче раздражения на расстояние с помощью биоэлектрических импульсов. Таков новый теоретический задел; он послужит для дальнейшего усовершенствования практических приемов управления жизнедеятельностью растений» (Некоторые проблемы биологии и физиологии растений. — Коммунист, 1964, № 6, стр. 103).

У истоков теории раздражимости растений стоит Дж. Ч. Бос. Его монография «Автографы растений и их сущность» наиболее ярко иллюстрирует проделанные им крупнейшие исследования и эксперименты, ставшие в наши дни классическими в общей и эволюционной физиологии. *Стр. 340*

БИБЛИОГРАФИЯ ТРУДОВ ДЖ. Ч. БОСА

Возможно, список трудов Дж. Ч. Боса не является полным, поскольку нам не известно его Собрание сочинений, а в библиографических изданиях исчерпывающий перечень его работ не приводится. Некоторые названия статей взяты из ссылок самого автора или из других источников.

1895

- On polarization of electric rays by double refracting crystals.— J. Asiatic Soc. Bengal., 1895, v. 64 (pt. 2, Natural History), p. 291—296.
 On polarization of electric rays by double refracting crystals.— Electrician, 1895, v. 36, N 9, December 27, 289—290.
 On a new electro-polariscope.— Electrician, 1895, v. 36, N 9, December 27, p. 291—292.
 On a new electro-polariscope.— J. Asiatic Soc. Bengal, 1895.
 On double refraction of the electric rays by a strained dielectric.— J. Asiatic Soc. Bengal, 1895.
 On double refraction of the electric ray by a strained dielectric.— Electrician, 1895, v. 36, N 9, December 27, p. 290—291.
 A simple and accurate method of determination of index of refraction for light.— Unpubl. paper, 1895, November; In: Bose. Collected Physical Papers, 1927, p. 56—70.
 On the determination of the index of refraction on sulphur for the electric ray.— Proc. Roy. Soc., 1895, October. In: Bose. Collected Physical Papers, 1927, p. 21—30.

1896

- On the determination of the indices of refraction of various substances for the electric rays. I. Index of refraction of sulphur.— Proc. Roy. Soc. London, 1896, v. 59, p. 160—167.

1897

- Index of refraction of glass for the electric ray.— Proc. Roy. Soc., 1897, November; In: Bose Collected Physical papers, 1927, p. 31—41.
 On the influence of thickness of air-space on total reflection of electric radiation.— Proc. Roy. Soc., 1897, November, In: Bose Collected Physical Papers, 1927, p. 42—55.
 On the selective conductivity exhibited by certain polarizing substances.— Proc. Roy. Soc. London, 1897, v. 60, p. 433—436.
 On the selective conductivity exhibited by certain polarizing substances.— Electrician, 1897, v. 38, № 16 (978), p. 510—511.
 Electro-magnetic radiation and the polarisation of the electric ray.— Friday Evening Discourse, Royal Institution, 1897, January; In: Bose Collected Physical Papers, 1927, p. 77—101.
 On a complete apparatus for investigations on electromagnetic radiation.—Verhandl. Phys. Ges., Berlin, 1897, Bd. 86, № 6, S. 103.
 Sur un appareil complet pour les recherches relatives aux ondes électromagnétiques.—C.R.Acad. sciences, Paris, 1897, Janvier — Juin, t. 124, p. 676—678.

- On the determination of the wave-length of electric radiation by diffraction grating.—Proc. Roy. Soc. London, 1897, v. 60, p. 167—178.
 On a complete apparatus for the study of the properties of electric waves.— London, Edinburgh and Dublin Philos. Mag. and J. Sci., ser. 5, 1897, v. 43, p. 55—68.

1898

- On the determination of the indices of refraction of various substances for the electric rays. II. Index of refraction of glass.—Proc. Roy. Soc. London, 1898, v. 62, p. 293—300.
 On the influence of the thickness of airspace of total reflection of electric radiation.— Proc. Roy. Soc. London, 1898, v. 62, p. 300—310.
 On the rotation of plane of polarization of electric waves by a twisted structure.— Proc. Roy. Soc. London, 1898, v. 63, p. 146—152.
 On the production of a «dark cross» in the field of electromagnetic radiation.— Proc. Roy. Soc. London, 1898, v. 63, p. 152—155.
 The refraction of electric waves.— Nature, 1898, v. 57, № 1476, p. 353—354.

1899

- On a self-recovering coherer and the study of the cohering action of different metals.— Proc. Roy. Soc. 1899, April; In: Bose Collected Physical Papers, 1927, p. 116—126.
 Electromagnetic radiation and polarization of the electric ray.— Notices of the Proceedings at the Meetings of the members of the Royal Institution of Great Britain 1896—1898, 1899, v. 15, p. 293—308.

1900

- On a self-recovering coherer and the study of the cohering action of different metals.— Proc. Roy. Soc. London, 1900, v. 65, p. 166—172.
 On the periodicity in the «electric touch» of chemical elements. Preliminary notice.— Proc. Roy. Soc. London, 1900, v. 66, p. 450—451.
 On «electric touch» and molecular changes produced in matter by electric waves.— Proc. Roy. Soc. London, 1900, v. 66, p. 452—474.
 On the similarity of effect of electrical stimulus on inorganic and living substances.— Rep. Seventy Meeting British Assoc. Advancement Sci. Bradford September 1900, p. 637—638.
 De la généralité des phénomènes moléculaires produits par l'Electricité sur la matière inorganique et sur la matière vivante. Traduit de l'anglais par O. Weiss.— Rapp. Congr. Internat. phys. Paris, 1900 sous les auspices Soc. française phys. rassemblés et publiés par Ch. Ed. Guillaume et L. Poincaré, t. III. Paris, Gauthier — Villars, 1900, p. 561—585.
 On the similarity of effect of electrical stimulus on inorganic and living substances.— Internat. Congr. Sci. Paris, 1900. In: Bose Collected Physical Papers, 1927, p. 253—259.
 On the similarity of effect of electrical stimulus on inorganic and living substances.— Electrician, 1900, v. 45, № 21, p. 774—777; № 23, p. 864—865; № 24, p. 897—901.

1901

- Electric response of inorganic substances.— Proc. Roy. Inst. Friday Evening Discourse, 1901, May 10.
 On Electric response of inorganic substances. Preliminary Notice. Royal Society, June 1901.
 On the change of conductivity of metallic particles under cyclic electromotive variation.— Rep. Seventy-first Meetings British Assoc. Advancement Sci. Glasgow September 1901, p. 534—535.
 On the change of conductivity of metallic particles under cyclic electromotive variation.— Electrician, 1901, v. 47, № 22, September 20, p. 830—832; № 23, September 27, p. 877—881.

1902

- On the continuity of effect of light and electric radiation on matter.— Proc. Roy. Soc. London, 1902, v. 70, p. 154—174.
- On the similarities between radiation and mechanical strains.— Proc. Roy. Soc. London, 1902, v. 70, p. 174—185.
- The response of inorganic matter to mechanical and electrical stimuli.— Notices of the Proceedings at the Meetings of the members of the Royal Institution of Great Britain 1899—1901, 1902, v. 16, p. 616—639.
- Electric response in ordinary plants under mechanical stimulus.— J. Linnean Soc. Bot., 1902, v. 35, p. 275—304.
- On electromotive wave accompanying mechanical disturbance in metals in contact with electrolyte. Proc. Roy. Soc. London, 1902, v. 70, p. 273—294.
- On the strain theory of photographic action.— Proc. Roy. Soc. London, 1902, v. 70, p. 185—193.
- On the strain theory of vision and of photographic action.— J. Roy. Photogr. Soc., 1902, v. 26.
- The vegetable electricity.— Nature, 1902, v. 66, № 1718, p. 549.
- Response in the living and non-living.— London—N. Y., Longmans, Green and Co, 1902, 199 p.
- Sur la réponse électrique de la matière vivante et animée soumise à une excitation. Deux procédés d'observation de la réponse de la matière «vivante».— J. phys. théorique et appliquée, 4 sér., 1902, t. 1, p. 481—491.
- Sur la réponse électrique de la matière vivante et animée soumise à une excitation. Deux procédés d'observation de la réponse de la matière «vivante».— Bull. Soc. Franc. phys., 1902, p. 66—76.
- Sur la réponse électrique dans les métaux, les tissus animaux et végétaux. Soc. phys., Paris, 1902.

1903

- On the electric pulsation accompanying automatic movements in *Desmodium gyrans*. J. Linnean Society Bot., 1903, v. 35, p. 405—420.

1906

- Plant response as a means of physical investigation. London—New York and Bombay, Longmans, Green and Co, 1906, 781 p.

1907

- Comparative electro-physiology. A physico-physiological study. London—New York Longmans, Green and Co, 1907, 760 p.

1908

- British Association Report. Dublin, 1908.

1909

- The mechanical and electrical response of plants.— Rep. Seventy-Eighth Meeting British Assoc. Advancement Sci. Dublin September 1908. London, 1909, p. 903—904.

1912

- The resonant recorder.— Philos. Trans., 1912; In: Bose. Collected Physical Papers, 1927, p. 364—373.

1913

- Bengal educational review, 1913.
- An automatic method for the investigation of velocity of transmission of excitation in *Mimosa*.— Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1913, v. 204, p. 63—97.
- Researches on irritability of plants. London and N. Y., Longmans, Green and Co, 1913, 376 p.
- On diurnal variation of motoexcitability in *Mimosa*.— Ann. Bot., 1913, v. 27, p. 759—779.

1914

- Plant-autographs and their revelations. — Roy. Inst. Great Britain, Weekly Evening Meeting, Friday, 1914, May 29.
- The influence of homodromous and heterodromous electric currents on transmission of excitation in plant and animal.—Proc. Roy. Soc. London, ser. B, 1914, v. 88, N B-67, p. 483—507.

1915

- Plant-autographs and their revelations. From the Smithsonian report for 1914. Washington, 1915, p. 421—443.

1916

- Physiological investigations with petiole-pulvinus preparations of *Mimosa pudica*.— Proc. Roy. Soc. London, ser. B, 1916, v. 89, NB—614, p. 213—231.

1917

- The Bose Institute. Address on the occasion of the dedication of the Bose Institute, 1917, November 30. Plant autographs and their revelations. Calcutta, 1955, p. 219—222.
- The high magnification crescograph.— Proc. Roy. Soc. 1917. October; In: Bose. Collected Physical Papers, 1927, p. 347—356.

1918

- Life movements in plants. Trans. Bose Res. Inst. Calcutta, v. I, 1918; v. II, 1919; v. III, 1920 and v. IV, 1921.
- Plant-autographs and their revelations.— Notices of the Proceedings at the Meetings of the members of the Royal Institution of Great Britain, 1914—1916; 1918, vol. 21, p. 172—197.

1919

- Researches on growth and movement in plants by means of the high magnification crescograph.— Proc. Roy. Soc. London, ser. B, 1919, v. 90, N B—631, p. 364—400.

1920

- Researches on growth of plants. I. The high magnifications crescograph. II. The general principles determining tropic movements.— Nature, 1920, v. 105, № 2646, p. 615—617; № 2647, p. 648—651.
- A manual of Indian Botany. Bombay, London and Glasgow, Blackie, 1920, p. 368.

1921

- Sir Jagadish Chunder Bose. His life, discoveries and writings. Madras, G. A. Natesan, 1921, 248 p.

1922

The dia-heliotropic attitude of leaves as determined by transmitted nervous excitation. — Proc. Royal Soc. London, ser. B, 1922, v. 93, p. 153—177.

1923

Effect of infinitesimal traces of chemical substances of photosynthesis. — Nature, 1923, v. 112, № 2803, p. 95—96.

The physiology of the ascent of sap. — Trans. Bose Res. Inst., 1923, v. 5, London — N. Y., Longmans, Green and C^o, 277 p.

1924

The physiology of photosynthesis. London—New York, Longmans, Green and C^o, 1924, 287 p.

1925

Physiological and anatomical investigations on *Mimosa pudica*; by J. C. Bose, assistant by Guru Prasanna Das. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B, 1925, v. 98, NB-690, p. 290—312.

Transmission of stimuli in plants. — Nature, 1925, v. 115, № 2891, p. 457.

Die Physiologie des Saftsteigens, Bd. 10. Übersetzt von Dr. E. G. Pringsheim. Jena, G. Fischer, 1925, 262 S.

1926

Carbon assimilation by plants. — Scientia (Revista di scienza), ser. II, 1926, v. 40, № 173, p. 143—152.

The nervous mechanism of plants. London, New York, Longmans, Green and C^o, 1926, 224 p.

Réactions de la matière vivante et non vivante Traduit par Edouard Monod-Herzen. Paris, Gauthier-Villars et C., 1926, v. 24. 187 p.

1927

Collected Physical Papers, Longmans, Green and C^o, 1927, 404 p.

Électrophysiologie comparée. Nouvelle édition. Traduit par Pierre Lehmann. Paris, Gauthier-Villars et C^o, 1927.

La physiologie de la photosynthèse Traduit par J. et M. L. Dufrenoy, avec une préface de M. Mangin. Paris, Gauthier-Villars et C^o, 1927, v. 30, 302 p.

Plants autographs and their revelation. London, Longmans, Green and C^o, 1927, 231 p.

Plants autographs and their revelations, New York., Macmillan C^o. 1927, v. 16, 240 p.

Transmission of excitation in plants. — Nature, 1927, v. 119, N 2984, p. 48.

1928

The motor mechanism of plants. London — New York, Longmans, Green and C^o, 1928, 429 p.

Die Pflanzen-Schrift und ihre Offenbarungen von J. C. Bose. Ins deutsche Übertragen von Karl Höffer mit einem Geleitwort von Hans Malisch. Zürich—Leipzig, Rotapfel Verlag, 1928, 271 S.

1929

Growth and tropic movements of plants. London — New York., Longmans, Green and C^o, 1929, v. 29, 447 p.

L'impulsion nerveuse chez les plantes. — Scientia, 1929, v. 45, suppl. p. 23—38.

1930

The voice of life. — Indian Review, Calcutta, 1930.

1931

Le mécanisme nerveux des plantes. Traduit par Edouard Monod-Herzen. Paris, Gauthier-Villars et C^o, 1931, v. 22, 228 p.

Physiologie de l'ascension de la sève. Paris, Gauthier-Villars et C^o, 1931, 286 p.

R. Tagore. The Golden book of Tagore. Calcutta, 1931, p. 16.

1935

Biological and physical researches, edited (with introduction) by sir J. C. Bose. — Trans. Bose Res. Inst. London — New York, Longmans, Green and C^o, 1935, v. 9, 210 p.

ЛИТЕРАТУРА О ДЖ. Ч. БОСЕ

- Благовещенский А. В. Роль Дж. Ч. Боса в развитии биологии.— Бюлл. ГБС АН СССР, 1960, вып. 37, стр. 120—125.
- Введенский Б. А. Джегдиш Чандра Бос и его исследования в области физики.— Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 6—17.
- Вульф Е. В. Исследования Бозе над чувствительностью растений.— «Природа», 1927, № 12, стр. 27—31.
- Генкель П. А. Работы Джегдиша Чандра Боса в области физиологии растений.— Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 26—32.
- Гунар И. И. Проблема раздражимости растений и ее значение для дальнейшего развития физиологии растений. М., Изд. ТСХА, 1953.
- Лебединский А. В. Джегдиш Чандра Бос как биофизик.— Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 18—25.
- Львов С. Д. О распространении раздражимости растений.— Новые идеи в биологии, 1925.
- Остроумов Б. А. Работа Дж. Ч. Бозе по электромагнитным волнам.— В кн.: Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. М., Изд-во Восточной лит., 1952.
- Рабиндранат Тагор — друг Советского Союза. Сборник документов. М., Изд-во Восточной лит., 1961.
- Радовский М. И. Джегдиш Чандра Бозе.— В кн.: Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. М., Изд-во Восточной лит., 1959.
- Раманна Р. Развитие физики в Индии.— Успехи физ. наук, 1957, т. 61, стр. 23—26.
- Рожанский Д. А. Электрические лучи. Москва, 1913.
- Ромен Роллан. Сочинения, т. 8. М., Гос. издат. худ. лит., 1948.
- Рысс Е. Б., Злочевская Б. В. Библиография трудов Дж. Ч. Бозе и работ о нем.— В кн.: Дж. Ч. Бос. Избранные труды по экспериментальной физике. М., Изд-во Восточной лит., 1959, стр. 202—208.
- Синюхин А. М. Джагдиш Чандра Бос и Климент Аркадьевич Тимирязев. (К 100-летию со дня рождения индийского физика и биофизика).— «Журнал общей биологии», 1958, т. 19, № 5, стр. 320—328.
- Синюхин А. М. Крескограф. Малая Советская Энциклопедия, т. 5, 1959, стр. 87—88.
- Сифоров В. И. Пути и перспективы развития радиоэлектроники. Природа, 1959, № 3, стр. 15—20.
- Сотин Б. С. Замечательный ученый Индии.— Наука и жизнь, 1959, № 1, стр. 70—71.
- Талиев В. И. Органы чувств в растительном царстве.— Естествознание и география, 1903, № 3—4, стр. 21.
- Тимирязев К. А. Успехи ботаников в XX веке.— В кн.: История нашего времени. М., Изд. Гранат, 1915, т. 6, вып. 23.
- Тимирязев К. А. Главнейшие успехи ботаники в начале XX столетия. М., изд. Гранат, 1920.

- Тимирязев К. А. Полное собрание сочинений, т. 4 и 8. М., Сельхозгиз, 1939.
- Титова В. М. Выдающийся индийский естествоиспытатель.— Природа, 1959, № 3, стр. 81—83.
- Топчиев А. В. Вступительное слово на заседании, посвященном 100-летию со дня рождения Дж. Ч. Боса.— Вопросы истории естествознания и техники, 1959, вып. 8, стр. 3—5.
- Хвольсон О. Д. Курс физики, изд. Риккера, 1915, т. 4, вып. 1, 2, 1915.
- Холодный Н. Г. Избранные работы. Киев. Изд-во АН УССР, 1956, т. 2.
- Sir Jagadish Chunder Bose. His life, discoveries and writings. Madras, 1921, p. 218—248.
- Sir Jagadish Chunder Bose.— Nature, 1937, v. 140, № 3555, p. 1041—1043.
- N. C. N. Sir Jagadish Chunder Bose, F. R. S. Obituary.— Current Sci., 1937, v. VI, № 6, p. 274.
- J. C. Bose.— Chronica Botanica, 1938, v. IV, № 2, p. 174.
- Bose J. C.— Encyclopedia Britannica, 1957, v. II, p. 926.
- Bose J. C.— Encyclopedia Americana, New York, v. 4, p. 287.
- Acharia J. C. Bose birth centenary.— Hindustan Standard Supplement, Calcutta, 1958, November, 30.
- Bose D. M. J. C. Bose's plant physiological investigations in relation to modern biological knowledge.— Trans. Bose Res. Inst., Calcutta, v. XVII, 1947—48, 1949.
- Bose D. M. Life and scientific activities at Bose Institute.— Published on the occasion of his seventieth birthday celebrations, 6 Marth, 1955, Calcutta.
- Bose D. M. Jagadish Chandra Bose. A life sketch. Calcutta, 1958.
- Geddes P. An Indian pioneer of science. Life and work of sir J. C. Bose. London—N. Y., Longmans, Green and Co., 1920.
- Geddes P. Leben und Werk von Sir Jagadis C. Bose. Leipzig, 1930.
- Indian scientists. Biographical sketches with an account of their researches, discoveries and inventions, 1929. First edition. Madras, p. 57—121.
- Lakshmana Rao.— J. C. Bose — scientist and humanist. JSCUS, 1955, v. 11, № 3.
- Narainarayana N. Jagadish Chandra Bose.— Illustrated Weekly India, 1958, November, 30.
- Nature, 1926, v. 118, 158.
- Physics at the British Association.— Nature, 1896, v. 54, p. 565—567.
- Radovsky M. Russian scientists on J. C. Bose.— Soviet Land, 1957, v. 10, № 22.
- Saha M. Sir Jagadish Chunder Bose.— Obituary notices of fellows of the Royal Society. London — Edinburgh, Morrison and Gibb, 1940, v. III, № 8, p. 1—12.
- Seventieth birthday of sir Jagadish Bose.— Nature, 1928, v. 122, № 3082, p. 817.

СОДЕРЖАНИЕ

НЕРВНЫЙ МЕХАНИЗМ РАСТЕНИЙ

Предисловие	9
Глава I. Введение	
Типы взаимосвязи и взаимодействия между отдаленными органами — Передвижение вещества и передача движения — Медленное передвижение жидкости и быстрое распространение протоплазматического возбуждения — Рецептор, проводник, эффектор — Типы раздражений — Действие одностороннего раздражения умеренной интенсивности — Проведение только по раздраженной стороне — Одновременное проведение вверх и вниз — Действие одностороннего раздражения сильной интенсивности — Преобразование восходящего импульса в нисходящий после пересечения верхушки — Проводимость между стеблем и листьями — Выводы	13
Глава II. Теории гидромеханической передачи и передачи транспирационным током	
Гидромеханическая теория Пфеффера и Габерландта — Предположение о возникновении импульса только после выделения сока из глубокой раны — Вопрос о ксилеме как проводнике возбуждения — Габерландт считает флоэму проводником — Действие наркотизации и обработки кипящей водой — Осложнения раневого раздражения — Эксперимент Кюне — Теория транспирационного тока — Ранение древесины — Генерация импульса без ранения и выделения сока — Передача через водное пространство — Выделение гипотетического раздражающего вещества — Одновременное определение скорости передачи возбуждения и скорости передвижения химических возбуждающих веществ — Независимость передающегося импульса и движение сока — Выводы	19
Глава III. Возбудительный характер передаваемого импульса	
Типы раздражения без физических нарушений — Полярное действие постоянного тока — Слабый ток возбуждает только при включении катода — При умеренной интенсивности тока возбуждение возникает при включении катода и выключении анода — Обобщение в таблице влияния полярного возбуждения на различные растения — Законы полярного возбуждения для растений — Полярное возбуждение слабым током, который не обнаруживается человеческим языком — Передача полярного возбуждения в стебле мимозы — Задержка импульса электротоническим блоком — Подобная задержка импульса в мимозе. Выводы	29
Глава IV. Анатомическая характеристика проводящей ткани	
Проводящие пучки в растениях — Их обнаружение электрическим зондом — Четыре проводящих пучка в черешке — Практическая невозможность избирательного удаления различных слоев — Два флоэмных пучка — наружный и внутренний — Отличие флоэмы от прилегающих тканей при помощи двойного окрашивания — Объяснение результатов Пфеффера о проведении через хлороформированный участок — Проводящие ткани в стебле — Нервная связь между стеблем и листьями — Объяснение одностороннего распространения возбуждения — Преодоление латерального блока сильным раздражением — Диффузное возбуждение при сильном раздражении — Выводы	37
Глава V. Передача возбуждения через синаптическую мембрану	
Синаптическая мембрана в нейронном соединении в нерве животного — Нерцептирование	

от нервного окончания в сократимую листовую подушечку и отсутствие проведения в противоположном направлении — Изменения проведения вследствие наличия синаптической мембраны: 1) в нерцептировании, 2) в утомлении проведения при чрезмерном раздражении и 3) в облегчении проведения как последствии умеренного раздражителя — Нерцептирование — Проведение в растениях — Непрерывность [между нерцептированием и предпочтительным проведением — Усталость проведения при продолжительном раздражении — «Проторение», или облегчение — Выводы	46
Глава VI. Автоматическая регистрация скорости передачи в растениях	
Количественное раздражение — Резонирующий регистратор — Исключение трения прерывистым контактом — Последовательные отметки в записи измерения коротким интервалом времени в 0,001 секунды — Определение латентного периода — Обычный метод определения скорости — Дифференциальный метод — Исключительно высокая скорость передачи в тонких черешках — Последствие раздражения на передачу — Влияние тонического состояния на проводимость — Выводы	53
Глава VII. Влияние внешних изменений на скорость передачи	
Влияние обезвоживания — Действие различной температуры на скорость проведения — Физиологический блок — Блок проведения при местном охлаждении — Действие тетанизирующими электрическими ударами для быстрого восстановления парализованной проводимости — Электротонический блок — Блок при местном нанесении яда — Выводы	63
Глава VIII. Положительный и отрицательный импульсы при непрямом раздражении	
Механический ответ — Двойственный характер передаваемого импульса — Высокая скорость положительного импульса — Влияние расстояния на передачу импульса — Маскировка положительного импульса преобладающим отрицательным — Положительный импульс в стебле мимозы при продольной передаче — Положительный импульс при поперечной передаче — Действие прямого и непрямого раздражений на рост — Гелиотропический изгиб при одностороннем раздражении — Ответ листовой подушечки мимозы на одностороннее раздражение — Распространение раздражения в сократимых клетках листовой подушечки — Двухфазный ответ листовой подушечки: положительный следует за отрицательным — Законы прямого и непрямого раздражений — Выводы	71
Глава IX. Электрический ответ обычных растений на прямое и не прямое раздражения	
Электрический ответ на прямое раздражение — Исчезновение ответа при наркотизации — Характеристики передаваемого импульса — Положительный ответ в непроводящих или полупроводящих тканях — Двухфазный и однофазный ответы — Ответ в виде отрицательного колебания тока повреждения — Однофазный ответ методом природного блока — Раздражение тепловым ударом — Ответ препарата: черешок — пластинка — Эффект облегчения в повышении проведения и ступенчатое увеличение ответа — Временные соотношения однофазного ответа — Законы прямого и непрямого раздражений — Выводы	81
Глава X. Электрический ответ мимозы на не прямое раздражение	
Положительный электрический ответ на слабое не прямое раздражение — Превращение положительного ответа в возбудительный отрицательный при сильном раздражителе — Возбудительный и сократительный процессы — Электрическое определение скорости импульса — Электрическая локализация нервной ткани в мимозе — Электрический зонд — Две проводящие флоэмы в каждом пучке: одна с наружной, а другая с внутренней стороны по отношению к ксилеме — Импульс, проходящий через полупроводящую листовую подушечку — Предварительный положительный импульс в проводящей ткани животного — Внутренняя и внешняя работа раздражителя — Протоплазматическая раздражимость и ее различные проявления — Параллельные действия раздражения на сократимость, проводимость и ритмичность — Лист как улавливающий бассейн для раздражителей — Выводы	88
Глава XI. Ответ изолированного растительного нерва	
Изолированный нерв растения — Экспериментальный метод для регистрации электрического ответа нерва — Неутомимость нерва — Увеличение нормального ответа после тетанизации — Положительный ответ субтонического нерва — Превращение ненормального положительного ответа в нормальный отрицательный после тетанизации — Постепенный переход от положительности к отрицательности через промежуточную двух-	

аналогичный физиологический механизм — Восприимчивость, проводимость и отзывчивость — Баланс проводимости — Одновременное определение изменения восприимчивости, проводимости и отзывчивости — Влияние разбавленного раствора Na_2CO_3 на проводимость — Изменение проведения в течение прохождения постоянного тока — Проводимость возрастает при восходящем и подавляется при нисходящем направлении электрического тока — Выводы

101

Глава XII. Электрический контроль нервного импульса

Опытное приспособление для определения действия постоянного тока на проведение возбуждения — Изменение проводимости вызывается: 1) изменением скорости, 2) изменением амплитуды ответа и 3) превращением неэффективного раздражителя в эффективный — Влияние на латентный период — Вызванные изменения в скорости передачи — Метод минимального раздражителя — Последствие гомодромного и гетеродромного токов — Влияние направления постоянного тока на проводимость нерва животного — Изменения интенсивности передаваемого возбуждения — Последствие гетеродромного и гомодромного токов — Законы изменения нервного проведения при действии постоянного тока — Выводы

109

Глава XIII. Сложность подвижного органа

Сложное строение листовой подушечки — Анатомия черешково-подушечного соединения — Четыре эффектора — Регистратор вращения — Квадранты листовой подушечки — Ответ на боковое раздражение — Закон ответного вращения — Равновесие вращения — Сложные движения при вертикальном освещении — Выводы

120

Глава XIV. Двойное гелиотропическое положение листьев

Прямое и не прямое действие света на регулирование положения листьев — Общее представление о явлении двойной гелиотропности — Механический ответ, зависящий от различной возбудимости — Ответ на раздражение верхней и нижней половин органа — Механизм гелиотропических изгибов — Рецептор, проводник и эффектор — Определенная иннервация двигательного органа — Характерные движения листа при раздражении нескольких подчешуек — Регулирование положения листа в пространстве передаваемым нервным возбуждением — Выводы

127

Глава XV. Рефлекторная дуга в мимозе и превращение афферентного импульса в эфферентный

Демонстрация нервной связи между центром и периферией методом раздражения центра — Время передачи — Отраженный афферентный импульс как эфферентный — Локализация рефлекторной дуги — Иррадиация возбуждения — Постоянство отраженного импульса после уничтожения сократимости листовой подушечки — Относительная чувствительность различных двигательных органов мимозы — Отраженные импульсы при раздражении различных подчешуек — Соотношение между афферентным и эфферентным импульсами — Более высокая скорость передачи в черешке, чем в подчешуе — Возрастание возбудимости подвижного органа после нанесения глицерина — Выводы

136

Глава XVI. Отдельные проводящие нервы для сенсорного и моторного импульсов и «потерянное время» в рефлексе

Отдельные сенсорные и моторные нервные волокна у животных — Значительное различие в скорости передачи афферентных и эфферентных импульсов у мимозы — Моторный импульс во много раз быстрее сенсорного — Попытки разделения проводящих элементов в самом пучке — Проведение возбуждения во внутренней флеме быстрее, чем во внешней — Сенсорный импульс проводится наружной, а моторный импульс — внутренней флемой — Значительная иррадиация возбуждения при сильном раздражителе — «Потерянное время» в рефлексе — Снятие блока действием стрихнина — Выводы

146

Глава XVII. Общий обзор

156

АВТОГРАФЫ РАСТЕНИЙ И ИХ СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 171

Глава I. Безмолвная жизнь.

Скрытая фаза жизни — Жизненные ответы в стране невидимого — Неуловимые отпечатки внешних раздражений — Кажущиеся различия между жизнедеятельностью растений и животных — Откровения внутреннего состояния в ответ на вопрошающее воздействие — Проблема неотъемлемого единства ответной способности растений и животных

173

Глава II. Почерк растения

Запись ответа немого человека — Чувствительная мимоза — Регистратор ответов — Раздражение ударом электрического тока — Однородность ответов — Резонирующий регистратор — Чувствительные и обычные растения — Ответное сокращение обычных растений — Скручивание усиков

177

Глава III. Поведение растений

Латентный период ответа — Действие утомления на латентный период и амплитуду ответа — Влияние проходящего облачка — Моторный паралич при сильном охлаждении — Смерть от теплового удара — Зона и острота восприятия — Эволюционная дифференцировка физиологических механизмов — Вопрос о сознании — Поведение растений и животных

185

Глава IV. Отравленные растения

Сократительные механизмы растений и животных — Активные, полуактивные и неактивные двигательные органы — Двигательные ответы листовой подушечки — Границы мышечной ткани — Скорость ответа зависит от наличия активного вещества — Действие углекислого газа на ответ — Действие сероводорода, эфира, хлороформа и алкоголя

191

Глава V. Электрический ответ

Метод обнаружения электрического ответа — Количественное механическое раздражение — Однородные ответы — Утомление — Действие яда — Смерть от хлороформа — Смерть растений при действии паром

197

Глава VI. Сон растений

Тест на сон и пробуждение — Регистратор сна — Ответ в середине дня — Постепенное пробуждение утром — Суточная запись изменений чувствительности

203

Глава VII. Богомольная пальма из Фаридпура

Положение дерева утром и вечером — Периодическая смена движений вверх и вниз — Запись суточного движения — Объяснение явления — Автоматический регистратор — Характерные автографы различных растений

208

Глава VIII. Ответы неорганической материи

Утомление приемника радиоволн — Восстановление чувствительности после отдыха — Инертность после длительного бездействия — Электрический ответ металла — Увеличение ответа раздражителями — Ответ, «убитый» ядом — Живое и неживое

216

Глава IX. Кривая жизни и смерти

Растение как машина — Сигнал смерти — Электрическая разрядка при наступлении смерти — Возвращение памяти — Спазмы смерти — Регистратор смерти — Возбуждение, вызываемое смертью — Непрерывность между жизнью и смертью

220

Глава X. Автоматизм

Ритмические пульсации телеграфного растения — Автоматическая пульсация у животных и растений — Эффект изменения внутреннего давления — Действие наркотиков — Антагонистическое действие ядов — Обнаружение связующего звена между обычно отвечающими и автоматически отвечающими растениями — Множественный ответ — Полуавтоматизм — Ритмическое ощущение — Временная и постоянная спонтанность

227

Глава XI. Рост растений

Измерение роста — Крескограф большого увеличения — Пульсации роста — Действие внутреннего гидростатического давления — Действие раздражителей — Сходство в реакциях органов с листовыми подушечками и растущих органов — Действие температурных колебаний — Действие анестезирующих веществ — Действие химических раздражителей — Действие прямого и непрямого раздражения — Закон действия прямого и непрямого раздражений — Значение тонического состояния 234

Глава XII. Магнитный крескограф

Компенсационный крескограф — Запись действия мгновенной вспышки света — Радиоволны и рост — Магнитный увеличитель роста — Омоложение — На грани между жизнью и смертью 242

Глава XIII. Раненные растения

Влияние ранений на рост — Булавочные уколы и ножевые надрезы — Влияние встряхивания на темп роста — Влияние ранения на пульсирующие листочки — Моторный паралич как результат сильного ранения 248

Глава XIV. Восприятие растениями направления

Механическое и световое раздражение — Геотропическое раздражение — Влияние температуры на геотропическую реакцию — Влияние эфира — Теория статолитов — Локализация геовосприимчивого слоя при помощи электрического зонда — Скольжение частиц при критическом угле наклона 252

Глава XV. Движения растений в природе

Тропизмы — Обвивание усиками — Положительный изгиб — Эффект непрямого раздражения — Отклонение от раздражителя 257

Глава XVI. Ночной дозор нимфеи

Сон и пробуждение водяной лилии — Сложность проблемы — Метод исключения — Суточная запись поведения водяной лилии — Движение кассии под влиянием изменения освещенности 263

Глава XVII. Подъем соков

Физические теории — Подтягивание и подталкивание концевыми органами — Движение соков вследствие жизненной активности. Действие ядов на восхождение сока — Кровообращение у животного — Лист как индикатор тока соков — Электрический фитограф — Действие попеременного нанесения химических угнетающих веществ и стимуляторов на восхождение соков — Действие чередующейся смены холода и тепла 270

Глава XVIII. Пульсирующая ткань

Поиски «сердца» у растения — Локализация пульсирующего слоя электрическим зондом — Определение активности сердца — Действие снижения или повышения внутреннего давления на пульсации — Эффект субгонического состояния — Действие наркотиков — Обычные и обратные волны перистальтики — Функция древесины 278

Глава XIX. Плакучее дерево манго

Периодический «плач» — Ежечасные изменения давления сока — Изменение давления у деревьев без листьев — Изменение давления у деревьев с листьями — Выделение жидкости из мангового дерева — Открытие причины «плача» 286

Глава XX. Выделение пальмового молока

Автоматический регистратор для измерения выделения сока — Ежечасное изменение соковыделения — Объяснение интенсивного соковыделения ночью — Необходимость повторного надрезания — Процесс «доения» пальмовой пальмы 291

Глава XXI. Действие алкалоидов и яда кобры на пульсацию у животных и растений

Запись пульса животного — Растительный разведчик — Оптический сфигмограф — Запись пульсации при стимуляции и угнетении — Характерное действие алкалоидов — Влияние стимуляторов — Влияние угнетающих агентов — Антагонистические реакции — Стимуляторы — ингибиторы — Действие яда кобры — Действие препарата *Shukhavarani* на пульсацию сердца 295

Глава XXII. Ассимиляция углерода

Автоматическая запись ассимиляции — Часовые изменения ассимиляции — Влияние минимальных следов химических веществ — Производительность зеленых растений в накоплении солнечной энергии 306

Глава XXIII. Нервы растений

Рецептор, проводник и эффектор — Трубки для воды или нервы? — Теория движения сока — Тесты для нервного импульса — Измерение скорости импульса — Остановка импульса физиологическим блоком — Полярное возбуждение электрическим током 311

Глава XXIV. Локализация нерва

Электрический зонд для локализации нервной ткани — Распределение нервов, выявленное окрашиванием — Опыты с изолированным нервом растения — Синаптическая и синансоидальная мембраны — Протерение пути — Мягкая обработка — Лист — ловушка раздражений 319

Глава XXV. Бог солнца и его колесница

Противоположное действие умеренного и интенсивного раздражений — Под лучами солнца — Сложное строение двигательного органа мимозы — Прямолинейные и боковые движения — Нервная связь между листом и листовой подушечкой — Мотылек на привязи 326

Глава XXVI. Обнаружение рефлекторной дуги у растений

Рефлекторное действие у животных — Рефлекторная дуга у мимозы — Чувствительный и двигательный импульсы — Действие стрихнина — Исполнительный центр — Стелющийся стебель 331

Глава XXVII. Контроль нервного импульса и ощущения

Нервная цепь — Проблема нервного контроля — Молекулярная передача импульса — Зависимость прохождения нервного импульса от ориентации молекул — Сила непосредственного волевого контроля — Человек побеждает обстоятельства 335

П Р И Л О Ж Е Н И Я

Джагдиш Чандра Бос и значение его исследований в развитии материалистической теории раздражимости растений. А. М. Симохин	343
Комментарий	375
Библиография трудов Дж. Ч. Боса	382
Литература о Дж. Ч. Босе	388

Джагдиш Чаидра Бос
ИЗБРАННЫЕ ПРОИЗВЕДЕНИЯ ПО РАЗДРАЖИМОСТИ
РАСТЕНИЙ
в двух томах
Том II

Утверждено к печати
Редакцией серии
«Классики науки»

Редактор В. Г. Кочанков
Редакторы издательства Е. И. Авдусина, Ю. А. Пашковский
Технические редакторы О. М. Гуськова, Т. В. Полякова

Сдано в набор 28/VII 1964 г. Подписано в печать 13/X 1964 г.
Формат 70×90^{1/16}. Печ. л. 824,75=28,96 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 23 Тираж 1500 экз. Изд. № 2131.
Темплан 1964 г. № 955. Тип. зак. № 1016.

Цена 1 р. 81 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10